

T H E S E

présentée

**A LA FACULTÉ DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD**

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

par

France BERNHARD-REVERSAT

**RECHERCHES SUR LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DES ÉLÉMENTS MINÉRAUX
MAJEURS EN MILIEU FORESTIER SUB-ÉQUATORIAL (CÔTE D'IVOIRE)**

Soutenue le 7 juillet 1975 devant la Commission d'Examen :

MM. LEMÉE

Président

LIORET

SAUVAGE

DOMMERGUES

GUILLAUMET

O.R.S.T.O.M

PARIS

1975

T H E S E

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITE DE PARIS-SUD

pour obtenir

le grade de Docteur ès Sciences Naturelles

par

France BERNHARD-REVERSAT

RECHERCHES SUR LES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES DES ELEMENTS MINERAUX
MAJEURS EN MILIEU FORESTIER SUB-EQUATORIAL (CÔTE-D'IVOIRE).

Soutenue le 7 juillet 1975 devant la Commission d'Examen :

MM. LEMEE	Président
LIORET	
SAUVAGE	
DOMMERGUES	
GUILLAUMET	

Avant-propos

L'étude présentée ici à été faite dans le cadre d'un programme de recherches de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre Mer dont nous tenons à remercier le Directeur Général, M. le professeur CAMUS qui nous a autorisé et encouragé à préparer cette thèse.

Nous voulons exprimer notre reconnaissance à M. le professeur LEMEE qui a dirigé et suivi notre travail depuis la conception du programme jusqu'à la rédaction de ce mémoire.

MM. les professeurs SAUVAGE et LIORET, MM. DOMMERGUES et GUILLAUMET ont eu l'occasion de nous conseiller à diverses étapes de nos recherches et ont accepté de participer à notre jury ; nous leur exprimons notre gratitude.

La présentation de cette thèse nous permet d'exprimer notre reconnaissance à toutes les personnes travaillant au Centre ORSTOM d'Adiopodoumé qui nous ont conseillé et aidé dans l'accomplissement de notre travail. Si nous pensons en particulier à notre collaboration avec Ch. HUTTEL, M. GOUZY, J. DELAUNAY, ainsi qu'à l'aide efficace de Jean TCHEOULOU et Félix GUELA BLE DI, nous n'oublions pas les autres qui sont nombreux.

Une partie de ce travail a pu être réalisé grâce à la compréhension et l'appui de M. GOUDET, directeur du Centre Technique Forestier Tropical de Côte-d'Ivoire, et de M. HUET, alors directeur de la SODEFOR (Côte-d'Ivoire) ; d'autre part une aide matérielle a été fournie à l'équipe d'écologie forestière d'Adiopodoumé par le comité français du Programme Biologique International.

La réalisation matérielle de ce mémoire doit beaucoup à la compétence de M.C. PELE et du service des publications de l'ORSTOM à Bondy.

SOMMAIRE

	page
INTRODUCTION	1
<u>CHAPITRE I - DESCRIPTION DES BIOTOPES</u>	5
I - Situation géographique	5
II - Le climat	6
III - Géologie et géomorphologie	12
IV - Les sols	13
V - La végétation	16
<u>CHAPITRE II - ETUDE QUANTITATIVE DES DIFFERENTES PHASES DES</u> <u>CYCLES BIOGEOCHIMIQUES</u>	21
I - Définitions et méthodes	21
II - Résultats des mesures	26
A - Eléments minéraux immobilisés dans la végétation .	26
B - La chute de litière et sa composition minérale ...	30
C - Les éléments minéraux dans l'eau de pluie et le pluviolessivage	35
D - Les éléments minéraux dans le sol	37
<u>CHAPITRE III - INFLUENCE DES CONDITIONS STATIONNELLES SUR LA</u> <u>DYNAMIQUE DE LA MATIERE ORGANIQUE ET DES ELEMENTS</u> <u>MINERAUX MAJEURS</u>	61
I - Influence de la topographie.....	61
A - Le transport des cations	61
B - Le cycle de la matière organique	62
C - Conclusions	72
II - Influence des facteurs édaphiques liés à la roche-mère	72
A - Le cycle des cations	72
B - Le cycle de la matière organique	73
C - Le cycle de l'azote	76

III - Influence de la végétation	80
A - Le cycle des cations	80
B - La matière organique du sol	81
C - Le cycle de l'azote	83
<u>CONCLUSIONS GÉNÉRALES</u>	86
I - Les bilans des éléments minéraux dans l'écosystème	86
II - Remarques sur les relations entre sol et végétation	87
III - Comparaison entre les cycles biogéochimiques de différents types de forêts	88
IV - Quelques problèmes posés par les forêts artificielles	92
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	95
<u>GLOSSAIRE</u>	
<u>ANNEXES</u>	

INTRODUCTION

Le concept de système écologique ou écosystème, introduit en 1936 par A.G. TANSLEY, considère l'ensemble formé par une communauté d'êtres vivants et son environnement comme un système caractérisé par les relations existant entre les divers composants; ces relations entre les groupes biologiques et entre ceux-ci et le milieu assurent le fonctionnement et l'évolution de l'ensemble du système.

Des échanges permanents d'énergie et de matière entre les organismes et leur environnement permettent la production de matière organique par les premiers; l'élaboration de cette matière organique nécessite la présence d'eau et d'éléments minéraux qui sont ainsi mis en jeu dans un cycle. C'est ce dernier aspect, le recyclage des éléments minéraux, qui a fait l'objet de nos recherches en forêt équatoriale de Côte d'Ivoire.

Ces transferts d'éléments minéraux ont reçu le nom de cycles biogéochimiques, où J.D. OVINGTON (1962) distingue un cycle fermé ou interne à l'écosystème lié aux transferts dans les chaînes d'organismes (cycle biologique), et un cycle ouvert sur l'extérieur auquel participent les composants de la biosphère (cycle géochimique).

Cette méthode d'approche s'est avérée particulièrement intéressante pour l'étude des écosystèmes forestiers, et les recherches ont été développées dans le cadre de la forêt tempérée sous l'impulsion de N.P. REMEZOV en URSS et de P. DUVIGNEAUD en Belgique.

En forêt de zone tropicale humide, dès 1954 H. LAUDELOUT et J. MEYER envisageaient les apports au sol par la litière dans le contexte des cycles biogéochimiques. Les travaux de D.J. GREENLAND et J.L.M. KOWAL (1960) et de P.H. NYE (1961) dans la forêt ghanéenne restèrent longtemps les seuls à apporter des résultats sur l'ensemble des différentes phases, tandis que d'autres auteurs apportaient des données sur l'apport et la décomposition

de la litière (W.V. BARTHOLOMEW, J. MEYER et H. LAUDELOUT au Zaïre, 1953, MADGE au Nigeria, 1965).

Ce n'est que plus tard, et particulièrement sous l'égide du Programme Biologique International (P.B.I.), que se développèrent des recherches globales sur les cycles biogéochimiques en forêt tropicale en Inde (K.P. SINGH, 1968), à Porto-Rico (H.T. ODUM, 1970), en Amazonie (H. KLINGE et E.J. FITTKAU, 1972), à Panama (F.B. GOLLEY et al., 1971), en Thaïlande (TSUTSUMI, 1972) et en Malaisie (M.T. LIM, 1974). En Côte-d'Ivoire une étude hydrologique sur un bassin versant en forêt semi-décidue fut entreprise par P. MATTHIEU (1972) qui put ainsi établir un bilan de la circulation des éléments minéraux.

Dans beaucoup de pays des tropiques humides, et en particulier en Côte-d'Ivoire, le développement économique a pour conséquence la disparition progressive de grandes surfaces de forêt au profit des plantations industrielles et des cultures vivrières. Les plantations forestières tendront, dans un avenir plus ou moins proche, à remplacer partiellement la forêt naturelle quant à la production de bois et ont donc une incidence économique importante ; sur le plan scientifique elles permettent d'étudier l'évolution d'un écosystème simplifié et ses déviations par rapport à l'équilibre climacique.

Ce double intérêt est attesté par les nombreuses études menées en zones tempérées sur les plantations forestières, les travaux de J.D. OVINGTON (1959) figurant parmi les premiers concernant les cycles des éléments minéraux. Dans les régions tropicales les conséquences, sur ce plan, du remplacement de la forêt naturelle par la forêt artificielle ont fait l'objet d'études peu nombreuses, telles que celles de P. MAHEUT et Y. DOMMERGUES (1960) sur le Teck en Casamance (Sénégal), de J.D.B. ROBINSON (1967) sur conifères et feuillus au Kenya, de I.S. CORNFORTH (1970) sur des pins tropicaux à Trinidad.

Ainsi la nécessité de multiplier les études portant sur les cycles biogéochimiques en forêt tropicale pour pouvoir généraliser les faits qui leurs sont particuliers et mettre en évidence leur diversité, a motivé cet aspect du programme établi par l'Office de la Recherche Scientifique et Technique outre-mer sur la forêt dense, dans le cadre du P.B.I. Ce programme retenait particulièrement les problèmes de production primaire et de circulation de l'eau et des éléments minéraux. Ainsi les recherches sur les cycles biogéochimiques s'intègrent dans un travail d'équipe et nos résultats s'appuient beaucoup sur ceux de Ch. HUTTEL qui a poursuivi, dans les mêmes emplacements, des recherches sur la structure, la biomasse et la productivité primaire des phytocoenoses,

ainsi que sur le cycle de l'eau.

Le choix de la zone forestière de Côte-d'Ivoire permettait de travailler dans un milieu déjà connu. Ainsi la flore et la végétation ont fait l'objet d'études approfondies à la suite des premières investigations de A. CHEVALIER ; la géologie de la Côte-d'Ivoire est connue grâce aux chercheurs du B.R.G.M. et de la SODEMI ⁽¹⁾, et la géomorphologie de la région forestière a fait l'objet de recherches menées à l'ORSTOM ; les sols ont été étudiés et cartographiés par les pédologues de l'ORSTOM, et les données climatiques, fournies par un réseau de stations météorologiques, ont été collectées par l'ASECNA ⁽²⁾. Enfin le Centre ORSTOM d'Adiopodoumé permettait de disposer d'une infrastructure scientifique importante située dans la zone forestière (à proximité de la forêt du Banco).

Nos recherches ont été faites dans la forêt sempervirente de Côte-d'Ivoire sur deux substrats géologiques. Dans les deux cas on a envisagé la forêt naturelle, et, plus succinctement, une plantation de Terminalia ivorensis ou "framiré". Cette espèce est en cours de plantation sur de grandes surfaces en Côte-d'Ivoire et permettait d'autre part de trouver des parcelles relativement anciennes proches de nos stations de forêt.

Nous présenterons dans un premier chapitre le cadre géographique dans lequel nous avons travaillé, ainsi que la description des stations étudiées. Le deuxième chapitre sera consacré à l'étude quantitative de la répartition et de la circulation des éléments minéraux dans l'écosystème et les résultats seront présentés tout d'abord dans leur forme analytique, puis sous la forme d'un bilan annuel. Dans un troisième chapitre nous essaierons de mettre en évidence les rôles respectifs de la topographie, de la roche-mère et de la végétation dans la diversification des cycles biogéochimiques. Nous concluerons en replaçant les écosystèmes étudiés parmi quelques autres formations forestières et en soulignant quelques incidences possibles de nos résultats, tant sur le plan général que sur le plan pratique.

(1) Société d'exploitation minière de Côte-d'Ivoire

(2) Agence de la sécurité de la Navigation aérienne en Afrique et à Madagascar.

CHAPITRE I

DESCRIPTION DES BIOTOPES

I. SITUATION GEOGRAPHIQUE

La forêt de Côte-d'Ivoire fait partie du massif forestier ouest-africain qui s'étend de la Guinée au Ghana. La forêt recouvre environ un tiers de la Côte-d'Ivoire, le reste, au nord, étant le domaine de la savane. A l'intérieur du domaine forestier on distingue le secteur ombrophile, domaine de la forêt sempervirente, et le secteur mésophile, domaine de la forêt semi-décidue (figure 1). La forêt sempervirente a été subdivisée par les botanistes en plusieurs types et le travail présenté ici a pour objet l'étude de deux forêts de types différents correspondant à des substrats différents.

Les localités étudiées sont situées au sud de la Côte-d'Ivoire, à proximité d'Abidjan, entre 5° et 5,5° de latitude Nord.

1) La forêt constituant le parc national du Banco est située dans la zone des sables tertiaires auxquels elle est liée. Actuellement ce type de forêt a été en grande partie défrichée pour les cultures traditionnelles et industrielles, et il n'en reste plus que des lambeaux, dont la forêt du Banco, mise en réserve en 1924, constitue un bel exemple. Sa surface est de 3 000 ha et couvre approximativement le bassin d'une petite rivière, le Banco, qui se jette dans la lagune à la sortie de la forêt. Le centre du parc national est conservé en réserve intégrale et sa périphérie en zone d'expérimentation forestière. Située dans une zone très habitée cette forêt subit une influence anthropique limitée mais constante : braconnage, ramassage, coupe de bois jeune, et la grande faune en a pratiquement disparue.

Dans cette forêt trois placettes ont été délimitées ; deux sont situées dans la réserve intégrale de forêt, l'une sur un plateau relativement peu étendu, et l'autre en bas d'une des pentes de ce plateau dans un fond plat de talweg. La troisième placette, plantée en 1936 en Terminalia ivorensis, ou "framiré", se trouve dans la partie réservée aux essais sylvicoles. Elle occupe une position topographique équivalente à celle de la précédente station de talweg, en bas de pente.

2) La forêt de Yapo est située à 45 km au nord de la forêt du Banco, dans la zone des schistes birrimiens. Elle représente un type de forêt largement répandu dans le secteur ombrophile et constitue elle-même un massif relativement étendu et comprenant des plantations forestières. Son statut est celui de "forêt classée", c'est-à-dire qu'elle est interdite aux cultures, mais autorise l'exploitation du bois ; le site étudié montre effectivement des traces d'exploitation mais étant éloigné de tout village l'action anthropique y est actuellement peu importante (braconnage).

Une placette a été délimitée en forêt sur un plateau étroit et, à quelques kilomètres, une autre placette a été établie dans une plantation de framiré (A 52, C.T.F.T.) de 22 ans, située sur un haut de pente.

II. LE CLIMAT

A. Généralités

Le climat de la Côte-d'Ivoire et ses variations saisonnières sont liés au déplacement du "front inter-tropical", zone de confluence entre l'alizé boréal (harmattan) et l'alizé austral (mousson). Ces déplacements se font sous l'effet des gradients de pression, le rôle principal étant joué par la dépression thermique saharienne. Ils déterminent la division de l'année en saisons dont l'importance relative varie d'une année à l'autre en fonction de l'amplitude de déplacement du front intertropical, liée elle-même à l'influence des dépressions des deux hémisphères (M. ELDIN, 1971).

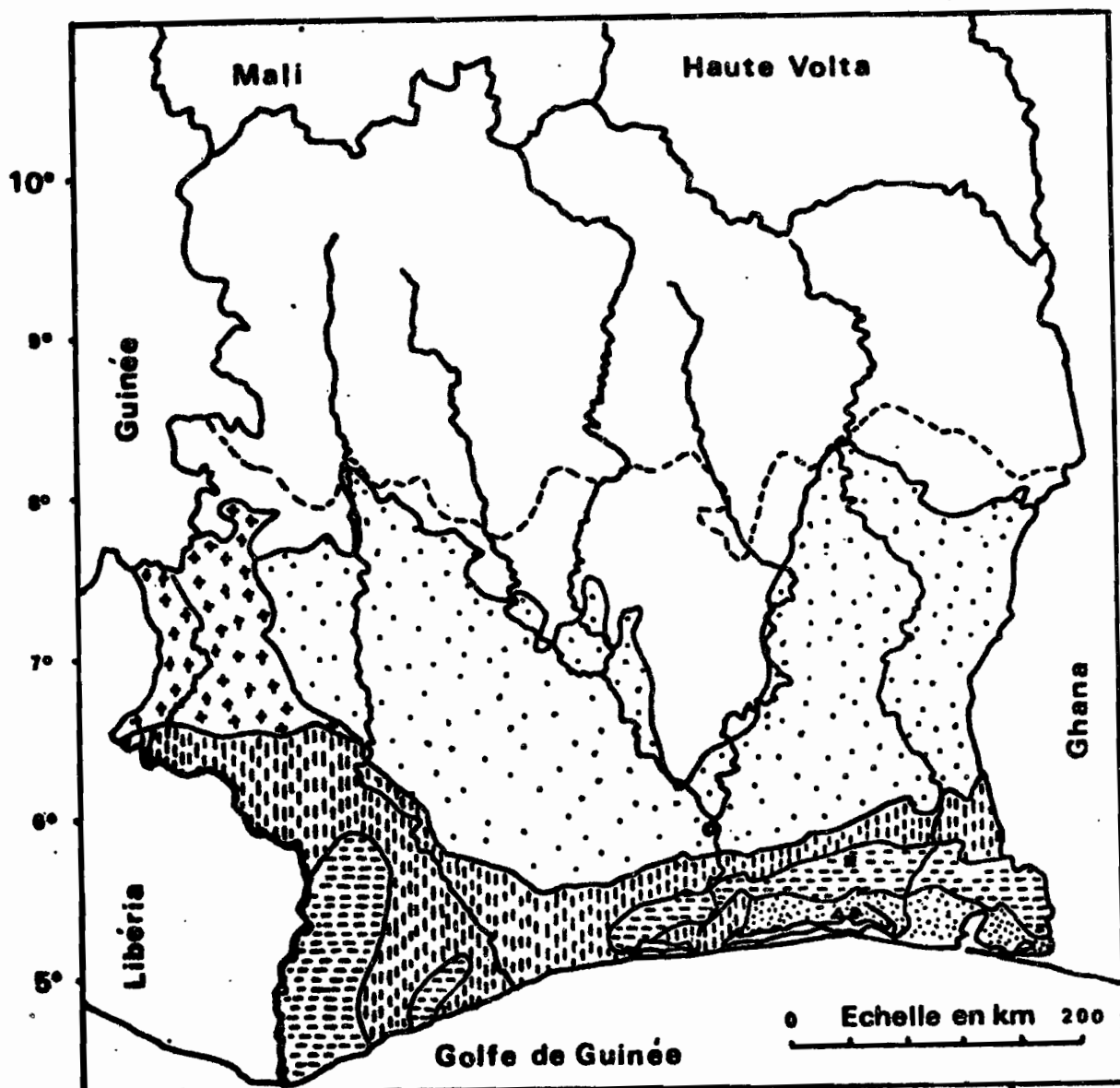
Il en résulte l'existence, en basse Côte-d'Ivoire, de quatre saisons : la "grande saison sèche" de décembre à mars, la "grande saison des pluies" d'avril à juillet, la "petite saison sèche" en août et septembre, la "petite saison des pluies" en octobre et novembre.

Les forêts du Banco et de Yapo sont situées dans la même zone climatique telle que l'envisage ELDIN (1971).

B. Les données climatiques d'Adiopodoumé

1) La température (tableau 1)

Les données proviennent du laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM à Adiopodoumé et sont consignées dans le Bulletin climatologique mensuel d'Adiopodoumé. Elles ont été regroupées dans un fascicule par GOSSE et ELDIN (1973).



- | | | |
|--|--|-----------------------|
| | Forêt à <i>Turraecanthus africana</i> et <i>Heisteria parvi folia</i> | ● Stations du Banco |
| | Forêt à <i>Diospyros</i> spp. et <i>Mapania</i> spp. | ■ Stations de Yapo |
| | Forêt à <i>Eremospatha africana</i> et <i>Diospyros manii</i> | ● MATHIEU , 1972 |
| | Forêt à <i>Uapaca esculenta</i> , <i>U. guineensis</i> et forêt à <i>Taretia utilis</i> et <i>Chrysophyllum per.</i> | ▲ MULLER et al., 1965 |
| | Forêt semi décidue (Secteur mésophile) | |
| | Zone de savane | |
| | ----- Limite des secteurs : | |
| | -guinéen au Sud | |
| | -soudanien au Nord | |

Fig. I Carte simplifiée de la végétation de Côte d'Ivoire. (D'après GUILLAUMET et ADJANOHOUN, 1971 et PERRAUD, 1971)

Le cycle annuel de la température ne montre qu'un maximum, en mars et un minimum, en août. L'amplitude de variation annuelle des moyennes mensuelles est faible, inférieure à 4° C, alors que l'amplitude journalière est plus importante, allant de 6° C en saison des pluies à 9° C en mars. Les températures moyennes figurent au tableau 1.

2) Rayonnement solaire global et insolation (tableau 1)

La durée moyenne d'insolation, mesurée à l'héliographe Campbell-Stokes, et relativement peu élevée, atteignant une valeur mensuelle maximum en mars avec 19¹/₄ h, soit 6 h par jour, et un minimum de 7¹/₄ h en août, soit un peu plus de 2 h par jour. L'année se divise en deux saisons, l'une à très faible insolation en juin, juillet, août et septembre, l'autre à insolation plus élevée d'octobre à mai, les mois de mars et novembre étant les plus ensoleillés. La variabilité interannuelle est relativement peu élevée : les écarts-types des moyennes mensuelles, calculés sur 16 ans, dépassent rarement 10 % et restent autour de 5 % pour les mois très ensoleillés.

Le rayonnement global suit les mêmes fluctuations saisonnières que l'ensoleillement.

3) L'humidité atmosphérique

L'humidité atmosphérique est toujours élevée, ne descendant pas au-dessous de 65 % pendant les journées les plus ensoleillées. Les moyennes mensuelles varient entre 80 et 86 %, sauf en août où l'on atteint un minimum de 77 %. Cependant certaines années l'harmattan se fait sentir jusqu'en basse Côte-d'Ivoire en décembre ou janvier, et l'humidité relative descend exceptionnellement jusqu'à 45 %.

4) La pluviosité (tableaux 2 et 3)

Le tableau 2 donne la pluviosité moyenne au Centre ORSTOM d'Adiopodoumé et le tableau 3 donne celle-ci au Banco (Ecole forestière) et à Yapo (C.T.F.T.), mesurée à 2,2 km des stations étudiées au Banco, à 3,5 km à Yapo. La moyenne des précipitations à Yapo est inférieure à celle du Banco et d'Adiopodoumé, en raison de l'éloignement plus grand du littoral. C'est essentiellement la grande saison des pluies qui a un maximum moins élevé à Yapo ; les pluies du mois de juin étant largement excédentaires et en grande partie perdues pour l'écosystème, ces pertes seront moins importantes à Yapo.

La comparaison entre les résultats du Banco et d'Adiopodoumé montre que, si les moyennes établies sur de nombreuses années sont identiques, les résultats d'une seule année peuvent cependant être très différents étant donné l'importante variabilité dans l'espace des précipitations.

La variabilité d'une année à l'autre est très forte, et on a pu relever, en 24 ans à Adiopodoumé, un minimum de 1620 mm par an et un maximum de près de 3 000 mm. L'écart-type calculé sur ces 24 ans représente environ 10 % de la moyenne pour les mois de mars à juin ainsi qu'en novembre, mais atteint 15 à 30 % de la moyenne les autres mois. Le régime des précipitations est donc beaucoup moins régulier que le régime de l'insolation.

5) Evapotranspiration potentielle et déficit hydrique climatique
(tableau 2).

M. ELDIN (1971) a utilisé, pour établir sa classification des climats de Côte d'Ivoire, la notion de saison sèche déterminée par le déficit hydrique cumulé. Le déficit hydrique est la différence entre les précipitations et l'évapotranspiration potentielle (ETP) ; lorsque cette dernière est supérieure à l'apport d'eau par les pluies, l'existence d'un déficit hydrique détermine une période sèche. Au tableau 2 figure l'ETP calculée par la formule de Turc⁽¹⁾ et les déficits hydriques mensuels. Selon cette méthode, la grande saison sèche dure de décembre à mars, le mois le plus sec étant janvier, et le déficit hydrique cumulé étant en moyenne de 200 mm. Quant à la petite saison sèche, elle ne concerne réellement que le mois d'août, avec un déficit moyen très faible.

En résumé, le climat de la forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire est un climat à 4 saisons toutes distinctes :

- grande saison sèche de 3 à 4 mois (décembre à mars), chaude, ensoleillée, avec ETP élevée ;
- grande saison des pluies, culminant en juin, avec ensoleillement, température et ETP diminuant progressivement ;
- petite saison sèche en août-septembre, très nuageuse, fraîche, à ETP faible ;
- petite saison des pluies en octobre-novembre, où la nébulosité est plus faible et l'ETP plus élevée.

$$(1) \text{ ETP} = \left[0,40 \frac{t}{t + 15} \right] \times \left[\left(0,62 \frac{h}{H} + 0,18 \right) \text{Ig}_A + 50 \right] \quad \text{où } t \text{ est la température en } ^\circ \text{C},$$

Ig_A est l'énergie solaire qui atteindrait le sol en l'absence d'atmosphère, et H est la durée du jour en heures (cf. M. ELDIN, 1971).

Tableau 1 - Température et insolation à Adiopodoumé (mesures du laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM).

mois		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Température sous abri (1950-1972) d°C	Max.	31,2	32,1	32,3	31,9	31,1	28,8	27,8	27,4	28,0	29,3	30,6	30,5
	Min.	22,0	22,8	23,1	23,2	22,9	22,4	21,7	21,2	21,8	22,5	22,4	22,1
	Moy.	26,6	27,5	27,7	27,5	27,0	25,6	24,7	24,3	25,0	25,9	26,5	26,2
Rayonnement solaire global, (1968-1972) 10 ⁶ J/m ²		448	501	604	573	556	402	354	338	393	521	495	488
Insolation, heures (1956-1972)	Moyenne Ecart-type%	161 8,4	176 5,3	196 4,4	182 3,7	172 5,4	84 9,6	87 11,4	74 4,6	84 7,7	157 5,7	182 4,7	166 9,5

6

Tableau 2 - Précipitations, ETP et déficit hydrique à Adiopodoumé (laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM).

mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
Précipitations) mm (1948-1971) Ecart-type %	32	58	110	141	304	700	293	39	76	178	162	84	2 176
	17	17	10	11	9	7	16	29	20	15	8	17	4
Nombre de jours de pluie	3	4	8	10	15	22	13	8	12	15	13	8	131
ETP (Turc) 1956-1971, mm	105	113	128	121	113	77	79	77	81	108	113	105	1 220
Précipitations - ETP Moy. (déficit hydrique) mm	-73	-55	-18	20	191	623	214	-38	-5	70	49	-21	957

Tableau 3 - Précipitations en forêt du Banco (poste de l'Ecole forestière) et en forêt de Yapo (poste de Yapo Sud du CTFT). Données de l'ASECNA.

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
BANCO	moyenne 1935-1973 :	<u>41</u>	55	106	138	282	<u>602</u>	267	61	102	191	166	84	2 095
	1966	<u>19</u>	30	121	115	183	<u>421</u>	<u>460</u>	47	138	241	137	56	1 968
	1967	<u>0</u>	28	314	117	296	<u>1059</u>	141	31	73	30	49	69	2 107
	1968	<u>40</u>	161	51	205	247	<u>444</u>	<u>477</u>	264	99	130	89	130	2 437
	1969	<u>5</u>	28	95	332	175	<u>566</u>	291	26	40	279	124	35	1 996
	1970	48	38	104	227	247	<u>335</u>	48	<u>22</u>	103	128	248	24	1 572
	1971	15	<u>9</u>	46	97	189	<u>771</u>	291	107	47	155	71	59	1 857
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
YAPO	moyenne 1933-1973 :	<u>30</u>	54	138	153	236	<u>315</u>	163	64	122	218	174	72	1 739
	1967	<u>0</u>	131	91	39	221	<u>422</u>	105	33	99	105	134	98	1 485
	1968	50	58	300	169	208	<u>365</u>	222	<u>33</u>	125	121	145	129	2 118
	1969	<u>6</u>	28	107	261	218	<u>443</u>	167	27	16	201	188	63	1 751
	1970	25	26	92	213	214	196	92	25	13	<u>219</u>	174	4	1 252
	1971	<u>16</u>	60	178	161	174	186	83	72	87	<u>121</u>	157	16	1 442
	1972	32	156	236	149	356	<u>382</u>	153	107	32	307	86	<u>13</u>	2 010
	1973	<u>5</u>	60	122	167	142	<u>375</u>	166	170	262	262	136	29	1 896

C. Influence du couvert forestier

1) Le microclimat forestier

Il est évident, à l'observation, que la forêt crée un microclimat particulier, mais peu de mesures précises ont été faites en forêt tropicale.

CACHAN et DUVAL (1963) ont réalisé dans la forêt du Banco une tour métallique atteignant la strate supérieure (46 m) et ont pu étudier en un point de la forêt les variations verticales des éléments du climat. Ils ont constaté que 5 % seulement du rayonnement mesuré à 46 m atteignaient le sol, et 1 % de la lumière en moyenne (0,1 % à l'ombre et 10 % dans les taches de soleil). Le jour, la température diminue du sommet vers le sol mais tend à augmenter de la voûte vers le sol la nuit. Ils observent 4° de différence entre 46 m et 1 m au moment le plus chaud de l'année, et 2° au moment le plus frais. Dans une forêt semi-décidue du Viet Nam, SCHMID (1974) signale une différence de 5 à 6° entre les maxima de température sous couvert et de température extérieure, les minima ne variant que de 1°. CACHAN et DUVAL (1963) observent qu'à 10 cm de profondeur la température du sol sous forêt ne varie plus que de 1° au cours de l'année et au cours de la journée. L'humidité relative de l'air montre également un gradient du sommet vers le sol et les minima passent de 57 % (46 m) à 94 % (1 m) en juin et de 57 % à 69 % respectivement en avril. SCHMID (1974) signale également une différence entre les minima d'humidité relative mesurée sous couvert et à découvert, qui se maintient toute l'année en suivant les variations saisonnières.

Les profils de température établis anciennement par G.C. EVANS (1939) au Nigeria, et plus récemment par BAYNTON (1965) en Colombie et par divers chercheurs à Porto Rico (*in* H.T. ODUM, 1970) conduisent aux mêmes conclusions ainsi que ceux qui ont été établis par R. OLDEMAN (1974) en Guyane pour l'éclairement.

2) L'interception de la pluie

Les mesures faites par CACHAN et DUVAL (1963) montraient que la forêt intercepte 5 à 50 % de la pluie, selon son intensité, sa durée, etc. Par la suite, à défaut de pouvoir mesurer au même emplacement les précipitations sous couvert et à découvert, HUTTEL (1975) a estimé l'interception en comparant les résultats de 3 années de mesures de pluviosité sous forêt avec celle des postes météorologiques situés à 2,2 km au Banco, à 3,5 km à Yapo. L'interception moyenne serait de 10 à 12 % au Banco et de 22 % à Yapo ; la différence entre les deux forêts serait justifiée par la plus grande densité des strates végétales à Yapo. D'autres

auteurs trouvent une interception variant entre 3 et 28 % dans diverses forêts tropicales.

Selon ROUGERIE (1960) l'interception a pour effet de transformer la dimension des gouttes de pluie : les gouttes fines se rassemblent en grosses gouttes et en filets d'eau ; leur cinétique est alors différente et leur effet sur l'érosion à la surface du sol n'est pas la même qu'à découvert.

III. GEOLOGIE ET GEOMORPHOLOGIE

La zone sédimentaire des sables tertiaires forme une bande de quelque 30 km de large le long de la côte centre et est de la Côte-d'Ivoire. Ce sont des dépôts détritiques sableux, avec de nombreuses intercalations de lentilles d'argile. Les sables argileux constituent la plus grande partie des formations superficielles. Ils forment des plateaux horizontaux à une altitude de 100 m, entaillés par des talwegs profonds d'une cinquantaine de mètres au Banco, avec des pentes atteignant jusqu'à 50 % (fig. 2). Les 3 stations choisies au Banco sont situées l'une sur le plateau, les autres dans un talweg ; elles sont distantes de 400 m avec 50 m de dénivellation. Les sables tertiaires montrent une très bonne perméabilité et une dominance des déplacements de l'eau par percolation. Les conditions sont optimales pour une bonne infiltration et la formation d'une nappe phréatique profonde.

La forêt de Yapo est située sur une roche-mère métamorphique schisteuse, principalement des schistes arkosiques ou argileux avec des filons quartzitiques. Cette formation s'étend, au nord des sables tertiaires, sur tout le sud-est de la Côte-d'Ivoire. La topographie présente une suite de vallonnements avec des pentes douces, des sommets arrondis et des versants courts (fig. 2). Les parcelles d'étude sont implantées sur un sommet. La perméabilité est médiocre et les remontées capillaires de l'eau peuvent prendre une certaine importance. Cependant l'horizon supérieur du sol montre une structure en agrégats qui permet l'infiltration et limite le ruissellement. La mauvaise perméabilité des sols et la nature de la roche-mère ne permettent pas la formation d'une nappe phréatique d'eau libre (ROUGERIE, 1960, J.M. AVENARD, 1971).

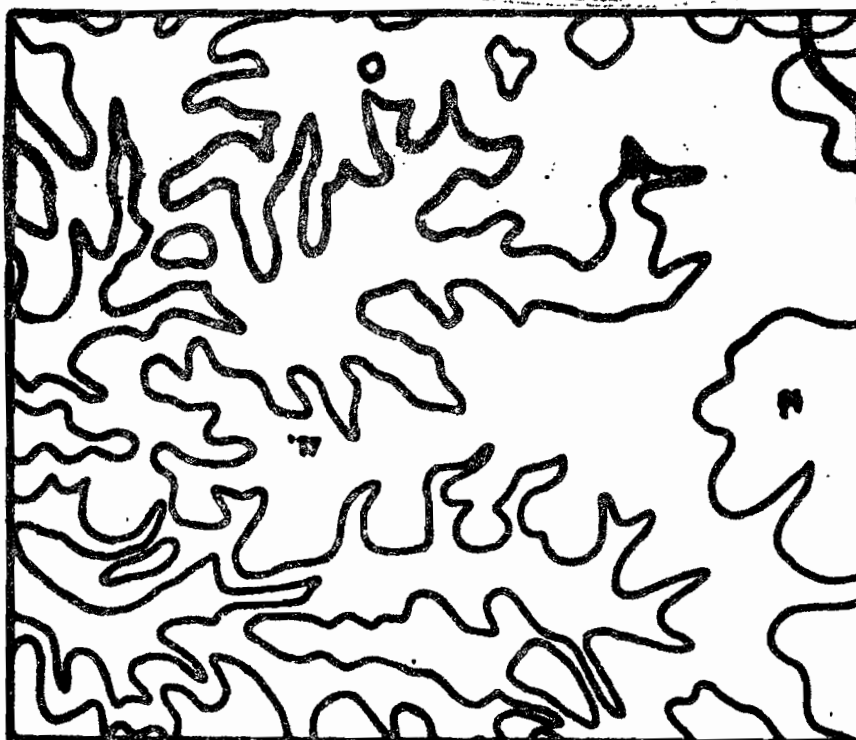


Fig. 2 Types modelés (Courbes de niveau équidistantes de 20 m, échelle 1/50 000)

- En haut : sur sables tertiaires, forêt du Banco
(1:station de plateau, 2:station de talveg, 3:plantation de framirés)
- En bas : sur schistes birrimiens, forêt de Yapo

IV. LES SOLS

A. Caractères généraux

Les sols des deux forêts étudiées se placent, selon la classification française, parmi les sols ferrallitiques fortement désaturés, groupe appauvris.

Les sols ferrallitiques sont caractérisés, selon PERRAUD (1971), par une altération complète des minéraux primaires avec élimination de la plupart des bases et d'une grande partie de la silice, et formation de silicates d'alumine, hydroxydes d'alumine, hydroxydes et oxyde de fer. Ces sols ont une capacité d'échange faible et un pH acide.

La désaturation concerne l'horizon B et les sols "fortement désaturés" sont définis par une somme des bases échangeables inférieure à 1 milliéquivalent par 100 g, un taux de saturation du complexe absorbant inférieur à 20 % et un pH inférieur à 5,5.

Le groupe "appauvri" est caractérisé par un appauvrissement en argile qui concerne au moins les 40 cm supérieurs du sol.

La désaturation est caractéristique des zones à pluviosité annuelle supérieure à 1 600 mm ou encore à plus de 400 mm pour 30 jours consécutifs et paraît liée à l'action des fortes pluies de juin et juillet (PERRAUD, 1971). Dans cette zone l'humus sous forêt est un "mull forestier tropical oligotrophe", très peu épais, pauvre en matières organiques polymérisées, et acide (PERRAUD, 1971 b, de BOISSEZON, 1973).

Quelques caractères des sols correspondant aux forêts étudiées ici sont donnés au tableau 4. Les sols du Banco, établis sur les sables tertiaires, ont une texture grossière et une teneur en bases plus faible que les sols de Yapo établis sur les schistes. Les problèmes liés aux teneurs en éléments minéraux et en matière organique seront abordés dans les chapitres suivants. On peut cependant préciser ici quelques caractères des sols des stations où sont entreprises les recherches : pH, texture, régime hydrique.

B. Le pH du sol dans les stations étudiées

Le pH a été mesuré dans le sol de l'horizon 0-10 cm mélangé à de l'eau en proportion 1/1 ; les résultats (tableau 5), qui ne tiennent pas compte des microhabitats, donnent des valeurs globales qui montrent une faible variabilité.

Tableau 4 - Quelques caractères des sols sur sables et sur schistes, d'après A. PERRAUD (1971).

sol sur sables tertiaires continentaux								
situation	plateau		pente (10-20%)		bas de pente (3%)			
profondeur du prélèvement (cm)	A ₁ 0-10	B ₂ 90-100	A ₁ 0-10	B ₂ 90-100	A ₁ 0-10	A ₃ 90-100		
Carbone ‰	10	-	16	-	12	-		
Argile %	9,7	22,3	24,4	22,6	9,1	11,5		
Somme bases éch., m.équ/100 g	0,65	0,40	0,66	0,47	0,57	0,42		
Taux de satur. %	13	11	10	12	11	12		
pH	4,2	4,9	4,6	5,0	4,6	5,4		
sol sur schistes birrimiens arkosiques *								
situation	sommet de colline			haut de pente (10%)		bas de pente		
profondeur du prélèvement (cm)	A ₁ 0-10	B ₁ 60-70	B ₂ 100-110	A ₁ 0-10	B ₂ 65-75	A ₁ 0-10	A ₃ 60-70	B ₂ 125-135
Carbone ‰	19,2	5,2	4,1	19,0	-	10,6	3,3	-
Argile %	14	42	43	13	50	9	30	39
Somme bases éch., m.équ/100 g	0,90	0,25	0,29	1,69	1,17	0,49	0,19	0,24
Taux de satur. %	13	4	5	23	22	8	5	6
pH	4,6	4,5	5,4	5,1	5,2	4,5	5,0	5,3

* résultats donnés par rapport à la terre fine

Tableau 5 - pH de l'horizon 0-10 cm dans les stations étudiées.

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
Nombre de prélèvements	9	9	9	10	10
Valeur du pH	3,61	4,33	3,93	4,30	4,65
Ecart-type à la moyenne	0,09	0,09	0,05	0,07	0,06

Les différences entre les 3 stations du Banco sont significatives, ainsi qu'entre les deux stations de Yapo. Le pH n'augmente que peu en profondeur, et l'acidité de ces sols est, comme nous l'avons vu plus haut, caractéristique des sols forestiers ferrallitiques desaturés.

C. La texture du sol dans les stations étudiées

La granulométrie des sols sous forêt a été étudiée par Ch. HUTTEL (1972). Elle est schématisée à la figure 3. Les sols du Banco sont les plus sableux : le sol de talweg, colluvionné, est sablo-argileux et ne montre pas de variations en profondeur, et il en est vraisemblablement de même du sol de la plantation de framiré. Le sol du plateau montre une couche sableuse à sablo-argileuse qui recouvre une épaisse zone argilo-sableuse.

Les sols de Yapo sont caractérisés par un horizon gravillonnaire d'une profondeur de 100 à 150 cm qui affleure à la surface du sol sur les sommets (cas de la station de forêt) et est recouvert d'apports colluviaux plus ou moins épais sur les pentes et dans les talwegs (cas de la station de plantation). La teneur en argile et limons est relativement élevée. Le sol y est argilo-sableux en surface et argileux en profondeur.

D. L'eau dans les sols des stations de forêt étudiées

Les valeurs limites des réserves d'eau du sol, calculées d'après des mesures hebdomadaires des profils hydriques par Ch. HUTTEL (1975) sont données au tableau 6. Les maxima ainsi que les différences entre maxima et minima sont liés à la teneur du sol en éléments fins. Le drainage a été calculé par cet auteur à partir des divers éléments du bilan hydrique et a représenté 25 à 33 % des précipitations pendant la période étudiée, qui correspondait à des années de faibles précipitations ; en période de pluviosité moyenne il représente vraisemblablement 40 % des précipitations (900 mm/an) au Banco et 30 % (550 mm/an) à Yapo (Ch. HUTTEL, 1972, 1975). L'importance des processus de drainage dans le bilan des éléments minéraux est à souligner dès maintenant.

Tableau 6 - Valeurs limites, observées, en mm de hauteur d'eau, des réserves d'eau du sol à différentes profondeurs, d'après Ch. HUTTEL (1975).

profondeur cm		Banco plateau	Banco talweg	Yapo forêt
0-27	Maximum	43	67	76
	Minimum	20	40	29
27-67	Maximum	56	92	104
	Minimum	29	56	69
67-127	Maximum	111	140	234
	Minimum	71	86	167
127-230	Maximum	276	248	491
	Minimum	200	165	379
réserves totales	Maximum	486	547	910
	Minimum	320	347	645

V. LA VEGETATION

La végétation du secteur forestier ivoirien est maintenant bien connue sur toute son étendue : elle a fait l'objet, depuis les premiers travaux de A. CHEVALIER (1908, 1948), d'études approfondies assez nombreuses parmi lesquelles il faut citer L. EMBERGER, G. MANGENOT et J. MIEGE (1950), G. MANGENOT (1955), A. AUBREVILLE (1959), J.L. GUILLAUMET (1967), J.L. GUILLAUMET et E. ADJANOHOON (1971). Les caractères structuraux des forêts du Banco et de Yapo ont été exposés récemment par Ch. HUTTEL (1975).

A. Composition floristique

Son étude a conduit G. MANGENOT (1955) à distinguer au sein de la forêt humide sempervirente plusieurs associations (au sens zuricho-montpelliérain) dont le déterminisme semble lié essentiellement à des facteurs édaphiques :

- forêt à Turraeanthus africana et Heisteria parviflora, ou Turraeantho-Heisterietum, groupement psammo-hygrophile lié à de fortes précipitations et à un sol sableux ;

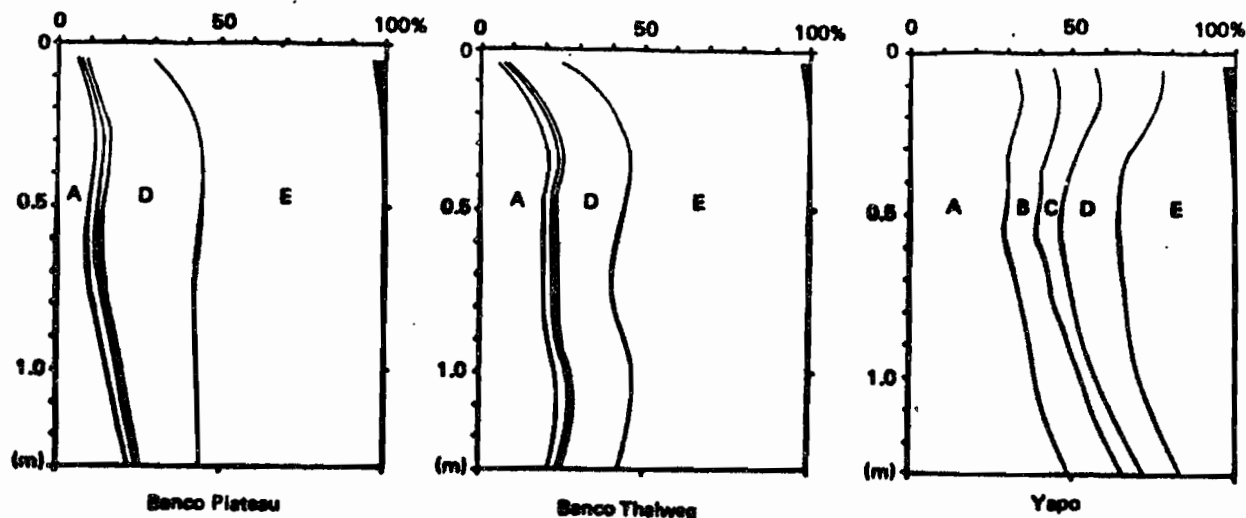


Fig. 3 Texture des sols en forêt naturelle, d'après Ch. HUTTEL, 1972.

a et A : argiles
 B et C : limons fin et grossier
 D et E : sables fin et grossier
 F : matière organique
 G : graviers de 2 à 20 mm
 H : graviers de plus de 20 mm
 A, B, C, D, E, F exprimés en % de la terre fine
 a, G, H en % de la terre totale

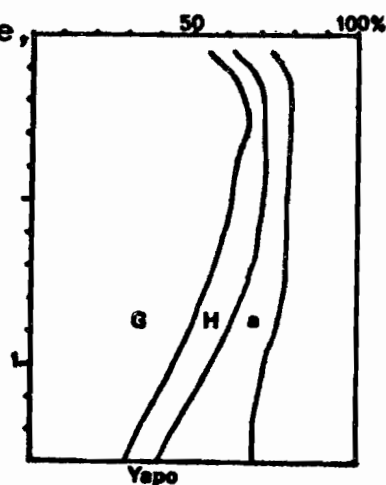
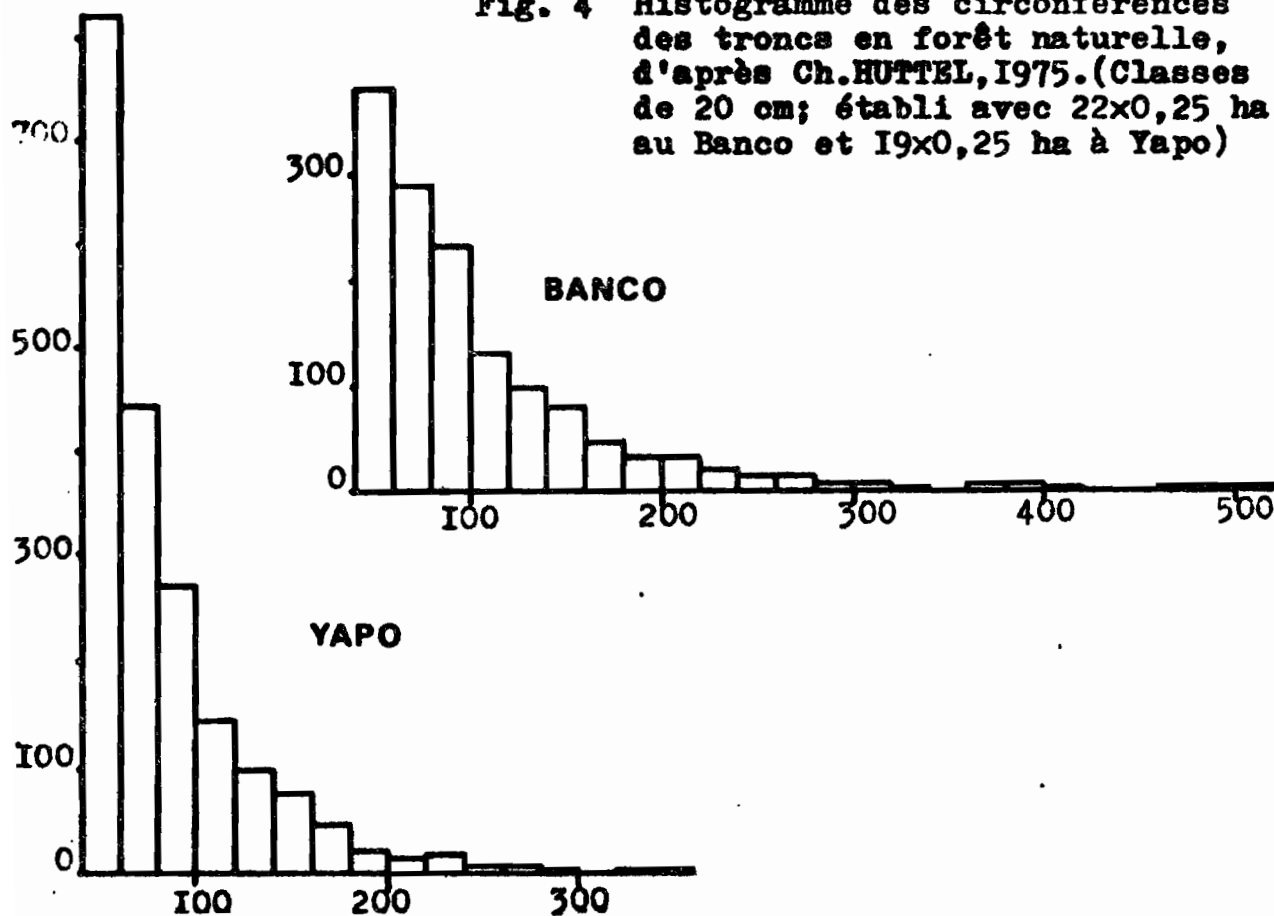


Fig. 4 Histogramme des circonférences des troncs en forêt naturelle, d'après Ch. HUTTEL, 1975. (Classes de 20 cm; établi avec 22x0,25 ha au Banco et 19x0,25 ha à Yapo)



- forêt à Diospyros div. sp. et Mapania div. sp., ou Diospyro-Mapanietum, groupement pélo-hygrophile lié à un climat moins humide, mais à un sol riche en argile ;
- forêt à Eremospatha macrocarpa et Maba soubreana , ou Eremospatho-Mabetum, présente dans la même zone climatique que la précédente, mais sur sols moins argileux.

Cette classification a été reprise par J.L. GUILLAUMET et E. ADJANOHOON (1971) pour la cartographie de la végétation de Côte-d'Ivoire. La forêt du Banco appartient au premier de ces groupements, celle de Yapo au second.

1) Les strates arborescentes :

Les espèces les plus abondantes le sont également dans les 2 forêts. Telles sont :

Dacryodes klaineana	Combretodendron africanum
Strombosia glaucescens	Piptadeniastrum africanum
Coula edulis	Trichoscypha arborea
Diospyros sanzaminica	Blighia welwitschii
Allanblackia floribunda	

Aucun arbre ne semble caractéristique exclusif de la forêt à Turraeanthus africana et Heisteria parviflora, qui est plutôt caractérisée par la constance de certaines espèces, parmi lesquelles on relève, au Banco :

Tabernaemontana crassa	Cola lateritia, var. maclaudii
Monodora myristica	Baphia bancoensis
Pentaclethra macrophylla	Homalium aylmeri
Chrysophyllum albidum	Miryanthus libericus
Berlina confusa	Trichilia heudelotii

D'après Ch. HUTTEL (1975), les espèces d'arbres qui semblent caractériser la forêt à Diospyros et Mapania de Yapo sont les suivantes :

Scottelia chevalieri	Anthostema aubryanum
Scytropetalum thieghemii	Garcinia gnetoides
Coelocaryon oxycarpum	Diospyros gabonensis etc...

Avec 99 espèces d'arbres identifiés au Banco, et 124 à Yapo, ces forêts sont relativement pauvres, comparées aux forêts d'Amérique tropicale ou d'Indomalaisie. D'autre part l'association sur sables est plus pauvre que

l'association sur schistes, ce qui est en accord avec des conditions édaphiques moins favorables dans la première.

Dans la mesure où les espèces "caractéristiques" représentent une faible proportion des individus (moins de 20 % au total) et où les autres appartiennent à des espèces communes au moins aux deux forêts, on peut estimer d'importance secondaire l'influence de l'association floristique sur le phénomène que nous nous proposons d'étudier, la circulation des éléments minéraux dans l'écosystème. Par contre à l'intérieur d'une même forêt la composition floristique prend de l'importance par suite de la répartition groupée de beaucoup d'espèces, qui produit une hétérogénéité latérale à l'échelle des placettes étudiées. (Annexe I).

2) La végétation non arborescente

La strate herbacée de ces forêts est peu dense et discontinue, et composée de jeunes individus des autres strates et des lianes ; cependant certaines espèces lui sont propres, comme les Mapania sp. à Yapo, Geophila sp. assez répandue au Banco, et divers Ptéridophytes.

Les lianes sont abondantes et forment des couronnes denses dans la voute forestière héliophile ; elles colonisent également les autres milieux, et les Aracées comme Culcasia sp. sont très fréquentes le long des troncs.

Les arbustes appartiennent en majorité à des espèces autres que celles de la strate arborée. Au Banco 3 espèces, présentes et abondantes, forment une grande partie du sous-bois : Cola gabonensis, Drypetes chevalieri et Microdesmis puberula.

A Yapo l'homogénéité spécifique de la strate arbustive est moins grande et les jeunes individus d'espèces des strates supérieures sont fréquents. Parmi les formes arbustives on trouve plusieurs Diospyros, Drypetes aylmeri et de nombreuses espèces qui ne présentent pas une abondance particulière.

B. Structure de la forêt

1) Structure aérienne de la strate arborescente

Elle a été étudiée au Banco et à Yapo par Ch. HUTTEL (1975) sur une vingtaine de relevés de 0,25 ha, et, pour certains aspects, par W. de BEAUFORT (1972). Nous ne retiendrons que les caractères principaux.

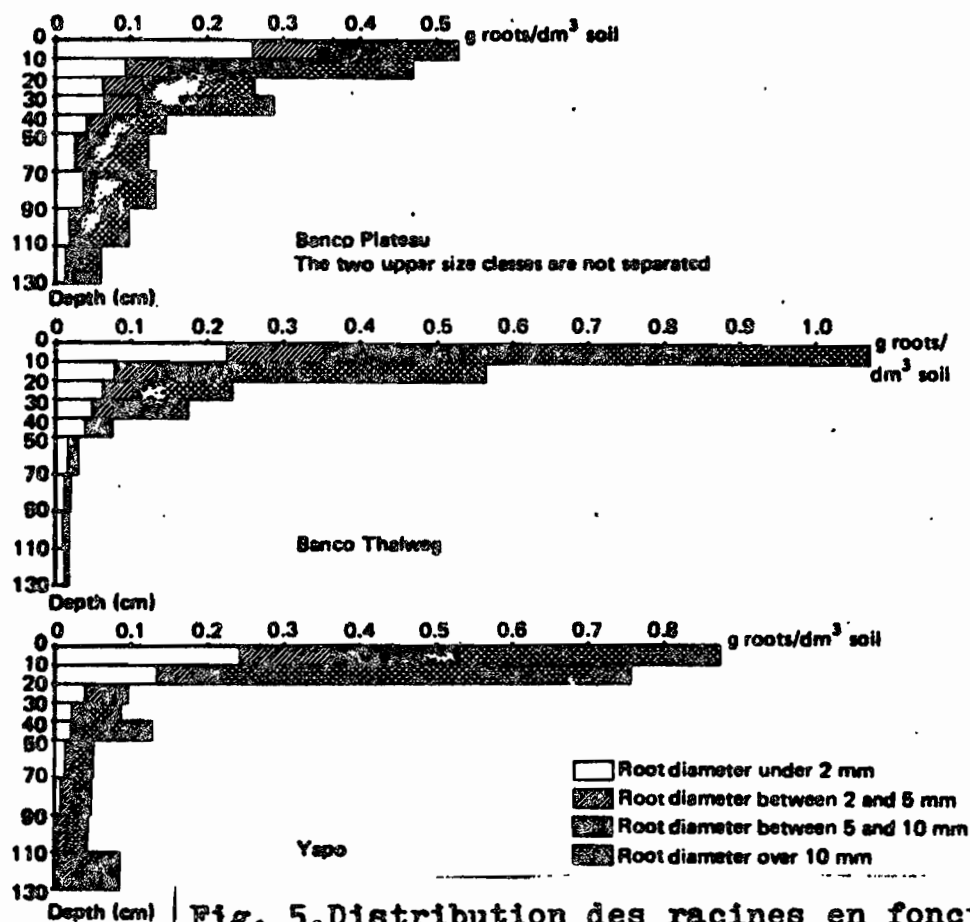


Fig. 5. Distribution des racines en fonction de la profondeur du sol en forêt naturelle, d'après Ch. HUTTEL, 1972.

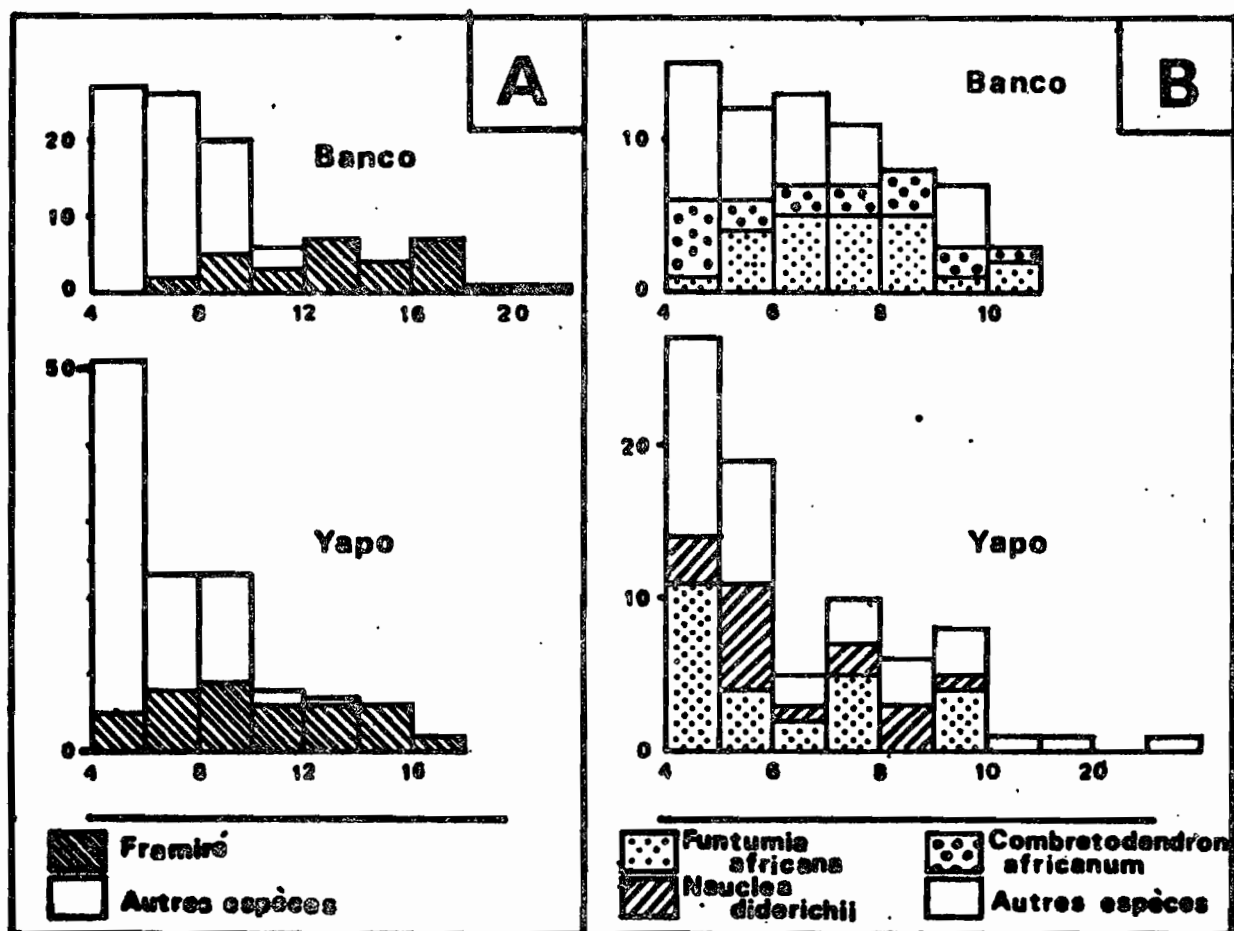


Fig. 6. Histogramme des circonférences des troncs en plantation de Framiré.
 A . Totalité des espèces (Classes de 20 cm)
 B . Espèces autres que le framiré (Classes de 10 cm)

Au Banco la densité des arbres de circonférence supérieure à 40 cm est supérieure à celle que l'on a observé à Yapo (tableau 7).

Par contre l'aire basale (surfaces cumulées des sections des troncs à 1,30 m du sol) est semblable dans les deux forêts, les moyennes étant de $30 \pm 2,6 \text{ m}^2/\text{ha}$ au Banco et $31 \pm 2,3$ à Yapo. Les arbres sont donc en moyenne plus petits à Yapo.

La répartition des couronnes dans l'espace ne montre pas de strates bien définies, et la stratification proposée par P.W. RICHARDS (1952) n'apparaît pas clairement.

La répartition horizontale des arbres montre, selon W. de BEAUFORT (1972) une tendance à la répartition groupée des petits arbres alors que les gros arbres sont répartis au hasard (Banco) ou régulièrement (Yapo).

2) Répartition des racines

La répartition des racines, étudiée sous forêt au Banco et à Yapo, a fait l'objet d'une récente publication (Ch. HUTTEL, 1974). Les résultats obtenus avec une sonde cylindrique permettant de prélever les petites racines sont donnés à la figure 5. Elle montre l'importance de l'enracinement superficiel ; pondéralement, 21 % des petites racines se trouvent entre 0 et 20 cm dans la station de plateau du Banco, 37 % dans celle du talweg, 47 % dans celle de Yapo ; 60 à 80 % se trouvent entre 0 et 40 cm. Au-dessous de 40 cm la quantité de racines diminue rapidement mais non régulièrement : il semble qu'il y ait en profondeur un horizon relativement favorable au développement des racines, vraisemblablement par augmentation des réserves d'eau utile.

Cette répartition met en évidence l'importance des horizons supérieurs dans la nutrition minérale de la végétation.

C. Les plantations forestières de framiré

Les deux placettes établies en plantation de framiré (Terminalia ivorensis), bien qu'ayant une physionomie proche de celle de la forêt dense humide, en diffèrent par leur structure et par leur flore.

Etablies en pleine forêt, les plantations sont rapidement colonisées par de nombreuses espèces, les framirés ne représentant plus qu'environ un tiers des arbres de circonférence supérieure à 40 cm dès 22 ans, âge de la plus jeune plantation étudiée.

Si des espèces caractéristiques des forêts secondaires y sont représentées, comme Musanga cecropioides, Fagara macrophylla, Ceiba pentadra, Ficus exasperata, Elaeis guineensis, elles ne forment pas la majorité, de nombreuses espèces venant de la forêt. (Annexe II).

Parmi celles-ci Funtumia africana est dominant dans les deux plantations, alors que cette espèce, présente dans la forêt, n'y est jamais abondante. Son implantation est favorisée par le milieu de jeune plantation mais il semble que les conditions cessent ensuite de lui être favorables (fig. 6).

Le tableau 7 montre que la densité d'arbres est plus élevée en plantations qu'en forêt et l'aire basale y est un peu plus faible, caractères que l'on pouvait attendre de peuplements jeunes.

Tableau 7 - Densité et aire basale pour les arbres de circonférence supérieure à 40 cm.

	Banco forêt	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
Nombre de placettes de 0,25 ha	22	1	19	1
Nombre d'arbres/ha	265 \pm 21	408	427 \pm 44	476
Nombre de framiré/ha	-	120	-	164
Aire basale m ² /ha	30 \pm 3	28	31 \pm 2	25
Aire basale framiré m ² /ha	-	18	-	15

CHAPITRE II

ETUDE QUANTITATIVE DES DIFFERENTES PHASES DES CYCLES BIOCHIMIQUES

I. DEFINITIONS ET METHODES

A. Remarques sur les concepts utilisés

Le cycle biogéochimique d'un élément nutritif est caractérisé par des phases d'immobilisation qui constituent autant de sites de stockage et par des phases de circulation qui constituent les flux. Parmi ces derniers il importe de distinguer les flux entrant de l'extérieur, les flux internes à l'écosystème représentés par la circulation entre les stocks, et les flux sortant vers l'extérieur.

La possibilité de décomposer ainsi les cycles en plusieurs phases a conduit à tenter la modélisation selon le principe des modèles à compartiments. Un certain nombre de modèles ont été proposés pour les écosystèmes forestiers et ce thème a fait l'objet de deux récents colloques organisés dans le cadre du programme biologique international, l'un à OakRidge, USA, en 1972, l'autre à Göttingen, Allemagne, en 1973. Le tableau 8 schématise un modèle simplifié.

La nécessité de définir ainsi les cycles biogéochimiques pour en permettre l'étude ne doit pas faire oublier que la distinction entre les différentes phases n'est pas toujours aisée.

Ainsi les stocks d'éléments minéraux incorporés aux végétaux "producteurs" présentent des caractéristiques de temps très variables. Les éléments minéraux du tronc, par exemple, sont immobilisés pendant la durée de vie de l'arbre et ensuite ne seront libérés qu'avec la décomposition du bois qui peut être très lente. Les éléments minéraux impliqués accomplissent une "phase lente" dont il sera difficile d'établir la durée (particulièrement en forêt tropicale où l'on ne sait pas déterminer l'âge des arbres). Les feuilles, compte tenu d'une durée de vie estimée à un an et de leur temps de décomposition,

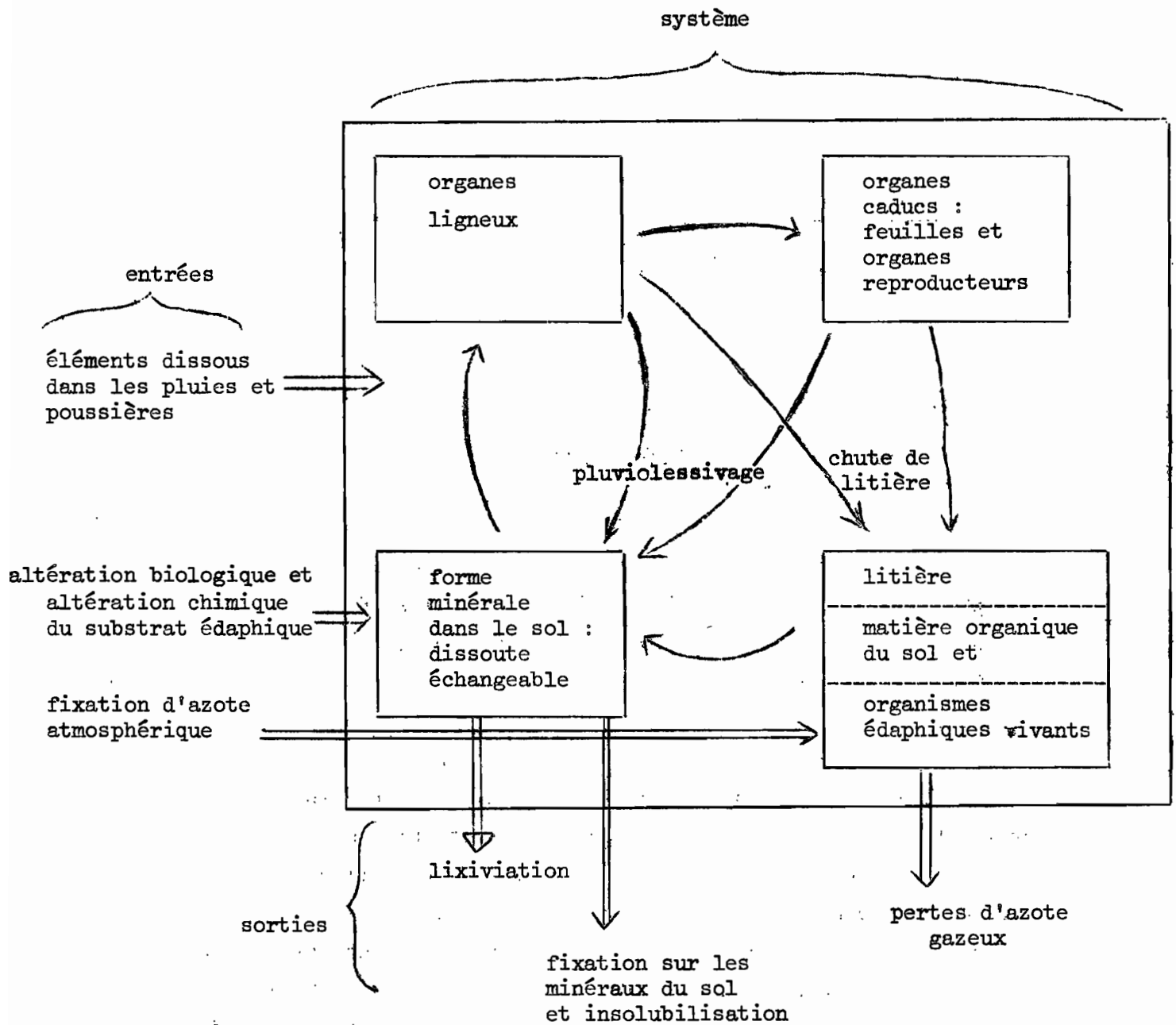
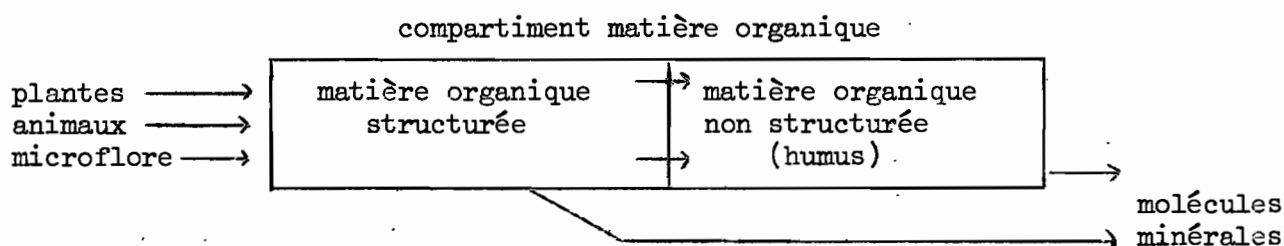


Tableau 8 - Schéma de la circulation des éléments minéraux étudiés (N, P, K, Ca, Mg) dans l'écosystème (seuls les producteurs primaires sont concernés . c.f. J.T. MAC GINNIS et al., 1969, pour un schéma concernant toute la chaîne trophique).

immobilisent les éléments minéraux de 12 à 24 mois. Enfin les organes reproducteurs immobilisent des éléments pendant une durée qui n'a pas été déterminée et qui dépend de l'espèce. Entre l'immobilisation à long terme dans le bois et à court terme dans les feuilles, l'immobilisation dans les rameaux, les branches et les racines constituent une série d'intermédiaires en fonction de la durée de vie de ces organes et de leur vitesse de décomposition.

Le compartiment représenté par la matière organique du sol est peut être le plus complexe tant par la diversité des entrées (litière de feuilles, débris ligneux aériens et souterrains, pluviollessivage, débris animaux) que par les transformations internes dont il est le siège ; ces transformations conduisent en partie à une minéralisation rapide des constituants des débris animaux, végétaux et microbiens, en partie à un stockage organique, plus ou moins immuable, par humification.



Les éléments minéraux libérés par la décomposition de la matière organique peuvent soit être immédiatement absorbés par les racines au niveau de la litière (F.W. WENT et N. STARK, 1968) ou du sol, ou être fixés dans des formes minérales insolubles par des liaisons plus ou moins réversibles et pour une durée variable.

Enfin à ce niveau la limite entre le système et l'extérieur est difficile à préciser, l'extérieur pouvant être défini comme "la roche mère" (P. DUVIGNEAUD, 1974) ou comme "tous les minéraux susceptibles d'altération" (B. ULRICH, 1973).

En ce qui concerne les échelles de temps, nous avons établi les bilans sur la base annuelle classique qui intègre les variations saisonnières ; celles-ci, liées à la différenciation des saisons décrites au chapitre précédent, ont été établies pour les flux étudiés. Les mesures ont porté, en forêt naturelle, sur plusieurs années pour tenir compte de la variabilité climatique inter-annuelle.

B. Les problèmes de méthodes

L'étude de la circulation des éléments minéraux en forêt pose encore, malgré ces simplifications, de nombreux problèmes méthodologiques liés aux mesures, à l'échantillonnage, et à la représentativité des placettes.

1) Mesures

Certaines phases ne peuvent être mesurées directement. Tel est le cas notamment de l'apport d'éléments par les racines mortes, de l'absorption par la végétation et des pertes par drainage. Dans certains cas des estimations peuvent remplacer les mesures moyennant quelques hypothèses. Le tableau 9 indique pour chaque phase la méthode d'estimation utilisée dans le présent travail. On peut conclure de ce tableau que dans l'écosystème de forêt équatoriale, qui est vraisemblablement l'un des plus complexes, les données obtenues ne peuvent avoir une très grande précision.

Tableau 9 - Méthode d'étude des différentes phases du cycle biogéochimique dans le présent travail. M = mesures, ME = mesures partielles et extrapolations, C = Calcul d'après d'autres données, P = mesure d'un paramètre donnant des valeurs relatives de comparaisons, N = aucune estimation.

PHASE DU CYCLE	FORET	PLANTATIONS
minéralomasse aérienne	ME	ME
accroissement de la minéralomasse aérienne	M	C
minéralomasse souterraine et accroissement	N	N
apport au sol par la litière	M	M
vitesse de décomposition de la litière	M et P	P
apport au système par les pluies	ME	ME
apport au sol par les eaux d'égouttement	M	M
absorption par la végétation	C	C
réserves du sol	M	ME
mouvements de percolation dans le sol	P	N
pertes par drainage	P	N
minéralisation dans le sol (azote)	M	M
altération chimique et biologique du substrat	N	N

2) Echantillonnage

Dans tout écosystème le problème de l'échantillonnage se pose. Il est particulièrement complexe en forêt dense car le nombre élevé d'espèces végétales produit une hétérogénéité dans les différentes phases : bois, litière, pluviolessivage, matière organique du sol... D'autre part, la diversité des formes biologiques intervient également, certaines étant d'un accès très difficile (lianes et épiphytes). Si des mesures comme la récolte de litière ou des eaux d'égouttement intègrent toutes les espèces présentes, d'autres comme la mesure de la biomasse ou de la productivité devront négliger les lianes et épiphytes.

3) La représentativité des placettes

De nombreuses sources d'hétérogénéité ont été prises en considération lors de la délimitation des placettes d'étude.

L'hétérogénéité la plus apparente concerne le relief dont les divers éléments, plateaux, pentes et fonds de vallée, correspondent à des sols plus ou moins différents. Bien que le peuplement végétal naturel conserve une même physionomie et une même composition floristique, il semble que l'abondance relative de certaines espèces soit liée à la topographie; de nombreux inventaires quantitatifs seraient nécessaires pour en obtenir la certitude par les méthodes statistiques. Les différences observées dans la disparition de la matière organique, et dans l'abondance de certains groupes d'animaux sont par contre évidentes.

tendance à l'agrégation de certaines espèces, tendance liée à des facteurs biologiques comme le mode de reproduction ou de dissémination des graines, est un autre facteur important d'hétérogénéité; il est plus difficile d'en tenir compte car il se manifeste sur toute la surface de la forêt avec de nombreuses espèces.

La discontinuité de la strate supérieure (40-60 m) et la présence de nombreux chablis naturels contribuent également à faire de la forêt tropicale un milieu hétérogène.

Le caractère répétitif dans l'espace et dans le temps de cette hétérogénéité permet cependant de considérer une forêt comme une entité homogène à une plus large échelle, mais à l'échelle de nos mesures le problème de l'hétérogénéité se pose.

Deux situations topographiques ont été considérées (plateau et fond de talweg ⁽¹⁾ au Banco, plateau et accessoirement pente à Yapo). Les critères utilisés pour la délimitation des placettes sont l'aspect physiologique (en particulier absence de chablis), la composition floristique et la structure de la végétation (dimensions des arbres) déterminées par des relevés quantitatifs.

La dimension des placettes était de 0,25 ha, mais certains échantillonnages ont dû être étendus à la périphérie sur une surface d'environ 2 ha par station.

En plantations forestières, seule l'hétérogénéité topographique est à prendre en compte dans le choix des placettes.

II. RESULTATS DES MESURES

A. Les éléments minéraux immobilisés dans la végétation

La biomasse végétale ainsi que l'accroissement des arbres ont été estimés par HUTTEL (HUTTEL et BERNHARD-REVERSAT 1975 et communication personnelle). En forêt la biomasse moyenne a été calculée d'après une dizaine de surfaces de 0,25 ha alors qu'en plantation elle a été calculée sur la placette étudiée.

1) Les éléments minéraux dans le bois

Le bois fort (troncs et branches principales) représente environ 70 % de la biomasse aérienne. Sa composition minérale a été étudiée sur un certain nombre d'espèces en prélevant de la sciure, (bois et écorce) sur des arbres abattus dans des forêts voisines et de types identiques à celles du Banco et de Yapo. Des analyses préliminaires (tableau 10) comparant le bois d'une même espèce prélevé dans différents sites ont permis de constater qu'il n'existait pas de différences systématiques de teneurs entre les arbres du plateau et du talweg au Banco, alors que les résultats concernant le sol et la litière auraient pu faire attendre des différences en phosphore, potassium et

(1) Il ne s'agit pas d'un "bas-fond", le sol ne présentant aucun caractère d'hydromorphie.

calcium (cf. plus loin). Par contre, entre les prélèvements faits au Banco et à Yapo on observe des variations concernant principalement le calcium et le magnésium (tableau 11). Ces observations nous ont conduit à faire des estimations séparées de minéralomasse pour chacune de ces forêts et pour chaque plantation.

Tableau 10 - Teneurs en P, K et Ca des troncs de trois espèces du Banco : échantillons de bois + écorce prélevés sur le plateau (pl.) et dans le talweg (ta.), en % de la matière sèche.
(chaque valeur concerne un individu)

	P		K		Ca	
	pl.	ta.	pl.	ta.	pl.	ta.
<i>Dacryodes klaineana</i>	0,010	0,013	0,07	0,07	0,21	0,31
	0,014	0,016	0,12	0,07	0,54	-
	0,021	-	0,11	-	0,30	-
<i>Turraeanthus africana</i>	0,016	0,019	0,12	0,21	0,16	0,18
	0,019	0,019	0,14	0,21	0,19	-
<i>Coula edulis</i>	0,013	0,014	0,05	0,05	0,12	0,14

Tableau 11 - Teneurs moyennes en éléments des troncs : échantillons de bois + écorce prélevés au Banco (B) et à Yapo (Y) ; en % de la matière sèche.
(chaque valeur concerne 1 à 4 individus)

		N	P	K	Ca	Mg
<i>Dacryodes klaineana</i>	B	0,14	0,015	0,09	0,34	0,12
	Y	0,19	0,018	0,09	0,48	0,03
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	B	0,35	0,021	0,07	0,19	0,06
	Y	0,38	0,016	0,04	0,38	0,02
<i>Coula edulis</i>	B	0,23	0,014	0,05	0,13	0,05
	Y	0,19	0,016	0,03	0,40	0,01
<i>Strombosia glaucescens</i>	B	0,36	0,020	0,11	0,31	0,11
	Y	0,37	0,022	0,09	0,57	0,03

La variation verticale de la teneur du tronc a été mesurée sur quelques espèces ; les résultats du tableau 12 sont difficiles à interpréter étant donnée la faiblesse des teneurs et une certaine imprécision due aux méthodes d'analyses. Il semble que les teneurs en N, P et K augmentent avec la hauteur sur le tronc dans certaines espèces, les teneurs en Ca et Mg ne variant pas systématiquement. Pour la plupart des arbres, on a fait un prélèvement à la base du tronc et un autre vers le haut, en établissant la moyenne des teneurs.

Les analyses ont été faites sur 10 espèces pour la forêt du Banco, représentant 48 % de la biomasse dans cette forêt, et sur 17 espèces en forêt de Yapo, représentant 60 % de la biomasse.⁽¹⁾ Les teneurs moyennes, pondérées par la biomasse de chaque espèce, sont données au tableau 13. Elles ont été appliquées au reste de la biomasse des troncs pour obtenir, par extrapolation, l'immobilisation dans le bois fort. Cette méthode de calcul de la minéralomasse permet d'obtenir un ordre de grandeur.

Tableau 12 - Teneur du bois + écorce de quelques individus en fonction de la hauteur sur le tronc, en % de la matière sèche.

espèce	hauteur m	N	P	K	Ca	Mg
Allanblackia parviflora (Banco)	1	0,15	0,020	0,17	0,65	0,23
	6	0,18	0,024	0,17	0,62	0,21
	11	0,28	0,028	0,20	0,78	0,23
	16	0,23	0,026	0,20	0,75	0,19
	branche	0,25	0,020	0,14	0,63	0,26
Allanblackia parviflora (Banco)	1	0,19	0,027	0,11	0,63	0,26
	6	0,20	0,024	0,14	0,40	0,28
	11	0,23	0,028	0,20	0,42	0,30
	16	0,25	0,032	0,25	0,34	0,27
	branche	0,35	0,024	0,14	0,58	0,28
Turraeanthus africana (Banco)	1	0,28	0,020	0,20	-	0,18
	6	0,30	-	0,25	-	0,19
	11	0,28	0,016	0,20	-	0,21
	16	0,25	0,020	0,20	-	0,20
	branche	0,40	0,026	0,14	0,37	0,15
Framiré (Terminalia ivorensis) (Yapo)	2	0,15	0,008	0,04	0,53	0,02
	7	0,15	0,008	0,07	0,37	0,01
	12	0,11	0,012	0,09	0,53	0,02
	17	0,20	0,016	0,12	0,38	0,02
	22	0,20	0,020	0,17	0,48	0,02
	27	0,12	0,020	0,20	0,34	0,02

(1) voir annexe III

Tableau 13 - Teneurs moyennes et extrêmes des troncs en
éléments minéraux, en % de la matière sèche (forêt).

	N	P	K	Ca	Mg
Banco	0,26 0,10-0,36	0,020 0,014-0,050	0,12 0,05-0,22	0,25 0,13-0,58	0,10 0,05-0,25
Yapo	0,21 0,07-0,38	0,016 0,004-0,044	0,08 0,01-0,28	0,43 0,14-1,55	0,04 0,01-0,12

La teneur du bois de framiré a été mesurée sur plusieurs arbres à Yapo, où des parcelles voisines de l'emplacement étudié ont permis des abattages, impossibles au Banco. L'estimation des teneurs du bois de framiré au Banco a été faite par correction des teneurs trouvées à Yapo selon les rapports observés au tableau 13. Pour les autres espèces les valeurs du tableau 13 ont été appliquées.

Les teneurs moyennes du bois de framiré à Yapo sont 0,16 % d'azote, 0,01 % de phosphore, 0,05 % de potassium, 0,52 % de calcium et 0,02 % de magnésium.

2) Calcul de la minéralomasse totale

La biomasse aérienne totale est d'environ 510 t/ha en forêt du Banco et 470 t/ha en forêt de Yapo (HUTTEL et BERNHARD-REVERSAT, 1975). En plantations, où l'estimation de la masse des arbustes et des lianes n'a pas été faite, la biomasse de bois et feuilles est évaluée à 240 t/ha au Banco et 190 t/ha à Yapo.

Le calcul de la minéralomasse devrait comprendre les éléments contenus dans le bois, les rameaux, les feuilles et les racines, des arbres, arbustes et lianes. Les arbustes et les lianes, qui représentent respectivement 3 % et 4 % de la biomasse, ont été négligés. Les teneurs en minéraux des rameaux ont été estimées égales à celle du bois, ce qui introduit certainement une sous-estimation. Les éléments minéraux contenus dans les feuilles ont été estimés par le contenu de la litière tombant en un an ⁽¹⁾, sans correction pour

(1) La mesure de la biomasse de feuilles a été faite sur une petite surface en forêt du Banco, et a donné une valeur du même ordre que la chute annuelle de litière.

le phosphore, potassium, calcium et magnésium, et en multipliant par 1,3 pour l'azote; ces rapports de 1 et 1,3 ayant été observés entre les teneurs des feuilles sur l'arbre et de la litière fraîchement tombée.

L'immobilisation dans les racines n'a pas été mesurée ; elle représente dans d'autres forêts tropicales 9 % (F.B. GOLLEY et al., 1969) ou 10 % (D.J. GREENLAND et J.L.M. KOWAL, 1960) de l'immobilisation dans l'ensemble de la phytocénose.

Il convient donc de rappeler encore une fois que les valeurs de la minéralomasse données aux tableaux 32 à 36 sont très approximatives.

B. La chute de litière et sa composition minérale

1) Les retombées annuelles de litière

Au sens large la litière comprend toutes les matières végétales mortes tombant sur le sol. Ce qui a été mesuré ici est ce que H. KLINGE (1974) appelle "litière fine", et qui exclut le "bois fort". Les récoltes ont été faites toutes les semaines ce qui, en saison des pluies peut être insuffisant, les feuilles ayant le temps de commencer leur décomposition; mais en cette saison (juin-juillet) la chute de feuilles est faible et l'erreur introduite est peu importante par rapport au total annuel.

Le tableau 14 donne les résultats moyens des récoltes établis sur 3 ans pour les feuilles au Banco (avril 1966-mars 1969), sur 2 ans pour le bois, les fleurs et les fruits dans cette forêt (avril 1966-mars 1968), 2 ans pour la litière de Yapo (juillet 1967-juin 1969) et 1 an pour les deux plantations de framiré (novembre 1973-octobre 1974). Les feuilles, en forêt naturelle, et toute la litière en plantations ont été récoltées dans chaque placette au moyen de 10 cadres de 1 m² disposés sur le sol ; en forêt le bois et les fruits ont été récoltés sur 10 surfaces de 4 m² dans chaque forêt.

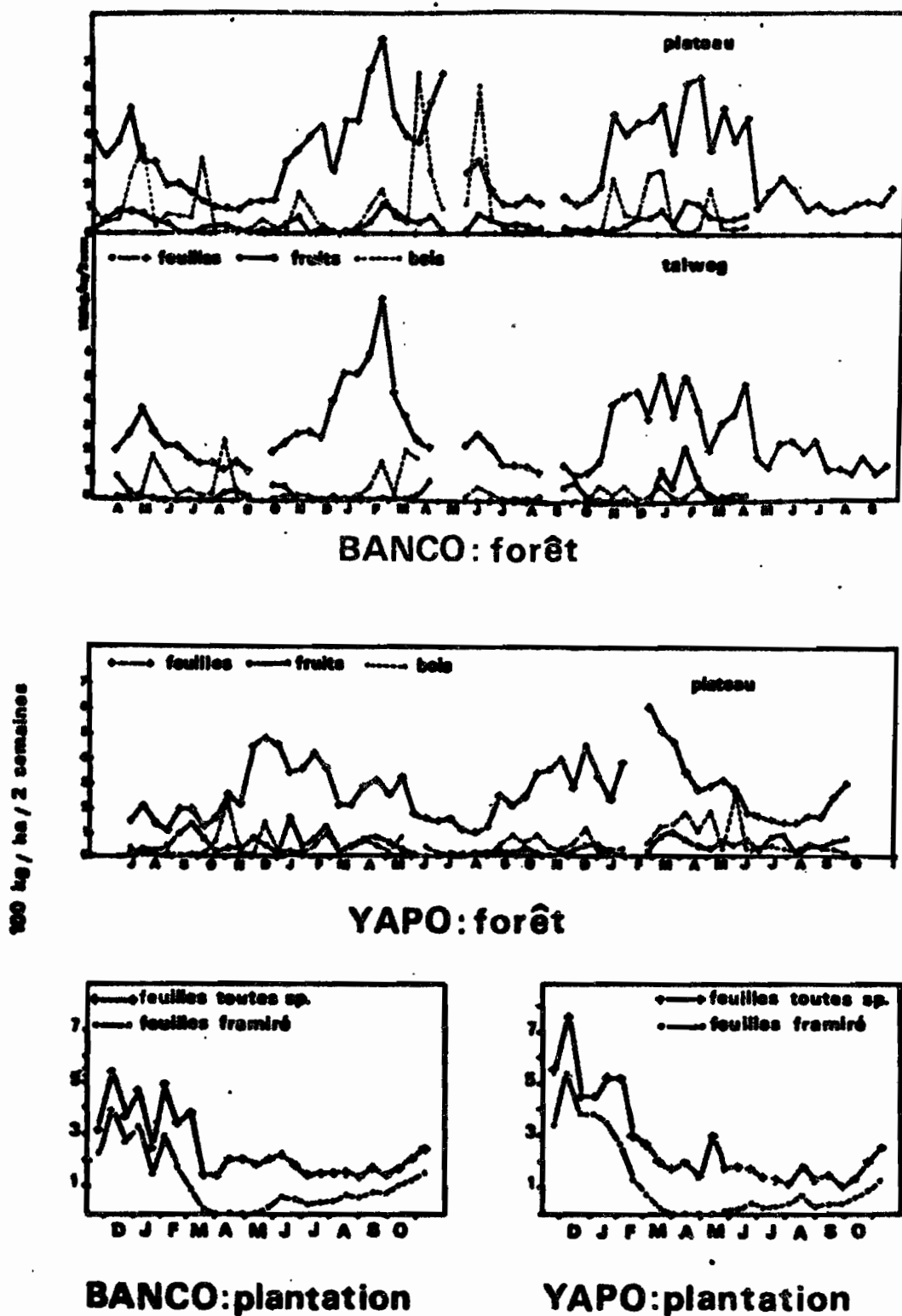


Fig. 7 Variations saisonnières de la chute de litière.

- Banco:forêt, Avril 1966 - Septembre 1968
- Yapo:forêt, Juillet 1967 - Octobre 1969
- Plantations, Novembre 1973 - Novembre 1974

Tableau 14 - Production de litière, en kg/ha/an.

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
feuilles	8 190	7 430	6 540	7 120	7 170
fleurs et fruits	1 100	670	350	1 050	350
bois	2 580	1 090	1 400	1 450	1 120
Total	11 870	9 190	8 290	9 620	8 640

Les valeurs concernant la chute des fruits et fleurs et du bois en forêt sont peu précises malgré la surface de récolte plus grande que pour les feuilles, et l'intervalle de confiance est de ± 35 à 50 % (au risque 5 %). L'intervalle de confiance pour la litière de feuilles est de ± 8 à 12 % au Banco, 16 % à Yapo.

En plantations, où la proportion de feuilles de framiré est de 46 % des feuilles tombées, l'intervalle de confiance est, pour les feuilles de cette espèce de ± 14 et 9 % au Banco et à Yapo respectivement, et de 7 % et 10 % pour la totalité des feuilles. Ainsi la production de litière n'est pas beaucoup plus faible en plantations qu'en forêt.

Les variations saisonnières sont mises en évidence sur la figure 7 où apparaissent 2 saisons : en forêt, de novembre à mai, la chute de litière est abondante et ralentit beaucoup pendant le reste de l'année. Considérées séparément, les principales espèces montrent toutes une faible défoliation de juin à octobre, tandis que de novembre à mai elles montrent un ou deux maxima à diverses périodes et se relaient pour maintenir une chute globale élevée. En plantations, ce ralentissement se fait sentir dès mars ; le framiré est une espèce décidue qui imprime son allure à la courbe, l'ensemble des autres espèces ne montrant qu'une faible variation saisonnière.

De nombreuses données existent sur la chute de litière en forêts tropicales, comme le montre le tableau 15 où l'on a tenté de classer les données par type de forêt.

Tableau 15 - Chute annuelle de litière dans quelques forêts de la zone intertropicale pluvieuse.

Auteurs	Région ou pays	Type de forêt selon l'auteur	pluie mm/ an	litière feuilles t/ha/an	litière totale t/ha/an
LAUDELOUT et al., 1954	Zaïre	forêt sempervirente			12,3-15,3
HOPKINS, 1966	Nigeria	Moist evergreen	1 790	7,2	
CORNFORTH, 1970	Trinidad	Rain forest	1 800	6,8-7,0	
KLINGE et al., 1968	Amazonie	Upland rain forest	1 500	4,8-6,4	6,7-7,9
KLINGE, 1974	Amazonie	Lowland rain forest		6,5-8,7	7,5-10,7
KIRA et al., 1967	Thaïlande	Rain forest	2 700	11,8	23,2
KIRA, 1974	Malaisie	Rain forest		7,8	10,5
NYE, 1961	Ghana	Moist semi deciduous	1 650	7,0	10,5
JOHN, 1973	Ghana	Moist semi deciduous	1 650	7,4	9,7
MADGE, 1965	Nigeria	Dry lowland forest	1 200	3,7	5,6
MEDINA, 1969	Venezuela	forêt sempervirente de montagne	1 800		7,2
de CRUZ, 1967	Porto Rico	Montane wet forest	2 000-4 000	2,7	
WIEGERT, 1970	Porto Rico	Tropical rain forest		4,9	
WEBB et al., 1969	Australie	Subtropical rain forest		5,8	8,6

Parmi les forêts humides sempervirentes ou semi-décidues, nos résultats se placent dans la moyenne. La forêt étudiée par T. KIRA et al. en Thaïlande (1967) est caractérisée par une chute de litière particulièrement élevée. Par contre des résultats faibles pour ce type de forêt sont cités par J.R. BRAY et E. GORHAM (1964) pour des forêts à Dipterocarpacees de Malaisie. Enfin dans un emplacement situé, en Côte-d'Ivoire, à proximité de la forêt du Banco, D. MULLER et J. NIELSEN (1965) n'ont observé que 2,1 t/ha/an de litière de feuilles et 4 t de litière totale; ces faibles résultats peuvent s'expliquer par l'état dégradé de la station (peu de gros arbres) et par la méthode d'estimation indirecte.

Les forêts tempérées, ceci est maintenant bien connu, ont une chute de litière inférieure à celle des forêts tropicales (J.R. BRAY et E. GORHAM, 1964, L.E. RODIN et N.I. BAZILEVICH 1967). Cependant certaines forêts sempervirentes méditerranéennes, d'après les travaux de M. RAPP (1971), peuvent atteindre une production de litière de 7 t/ha/an. De même certaines forêts sempervirentes du Japon produisent 6 à 7,8 t/ha/an (T. KIRA et T. SHIDEI, 1967).

2) Composition minérale de la litière

Les récoltes de litière faites toutes les semaines en forêt ont été regroupées par 2 semaines pour l'analyse minérale, et les récoltes faites en plantations regroupées par 8 semaines. Les teneurs moyennes (calcul pondéré par les quantités de litière) sont données au tableau 16 où l'on a fait figurer également les valeurs concernant un versant de talweg à Yapo afin de mieux mettre en évidence les regroupements par type de sol.

Ces teneurs sont relativement constantes au cours de l'année (F. BERNHARD 1970). Toutefois la litière de feuilles de framiré montre une teneur en azote maximum lorsqu'il s'agit de nouvelles feuilles repoussant après la période de défoliation complète ; la teneur diminue ensuite jusqu'à la période de chute maximum. Dans une moindre mesure le phosphore et le potassium montrent également cette évolution. Le tableau 16 met en évidence des différences qui seront retrouvées et discutées plus loin : sur les schistes (Yapo) la litière est relativement pauvre en azote et magnésium et riche en calcium. Au Banco les litières récoltées dans le talweg sont plus riches en phosphore, calcium et potassium que les litières du plateau. Ces différences concernent essentiellement les feuilles, mais peuvent se retrouver dans le bois ou les fleurs et fruits. La litière de feuilles d'une même espèce prélevée dans les divers sites montre le plus souvent les mêmes différences (tableau 17) ; celles-ci sont donc bien liées au sol.

Tableau 16 - Moyennes annuelles des teneurs en éléments de la litière, en % de la matière sèche (pl : plateau, ta : talweg, T : plantations de Terminalia).

			N	P	K	Ca	Mg
FEUILLES	Banco	pl.	1,54	0,069	0,22	0,56	0,46
		ta.	1,80	0,158	0,91	0,95	0,41
		T.	2,02	0,113	0,41	0,83	0,48
	Yapo	pl.	1,40	0,050	0,28	1,32	0,29
		ta.	1,39	0,053	0,49	1,36	0,32
		T.	1,33	0,047	0,51	1,34	0,30
FLEURS et FRUITS	Banco	pl.	1,35	0,101	0,62	0,30	0,39
		ta.	1,96	0,191	1,72	0,28	0,28
		T.	2,26	0,160	1,21	0,29	0,26
	Yapo	pl.	1,38	0,074	0,65	0,49	0,19
		ta.	1,90	0,142	1,15	0,43	0,18
		T.	1,23	0,074	1,29	0,35	0,19
BRANCHES	Banco	pl.	0,77	0,039	0,10	0,29	0,25
		ta.	0,72	0,041	0,19	0,73	0,17
		T.	1,00	0,046	0,13	0,69	0,18
	Yapo	pl.	0,64	0,014	0,04	1,23	0,15
		ta.	0,70	0,020	0,07	1,43	0,15
		T.	0,82	0,027	0,22	1,80	0,23

Tableau 17 - Moyenne annuelle des teneurs de la litière fraîche de feuilles de quelques espèces au Banco et à Yapo, en % de la matière sèche.

	N			P		K		Ca		
	Banco pla.	Banco tal.	Yapo	Banco pla.	Banco tal.	Banco pla.	Banco tal.	Banco pla.	Banco tal.	Yapo
<i>Dacryodes klaineana</i>	-	1,58	1,38	0,066	0,079	0,13	0,53	0,73	0,94	1,09
<i>Allanblackia floribunda</i>	1,84	-	1,69	0,068	0,069	0,38	0,61	1,01	1,53	1,53
<i>Strombosia glaucescens</i>	-	2,45	2,27	-	-	-	-	-	1,57	0,98
<i>Coula edulis</i>	1,40	-	1,10	-	-	-	-	0,16	-	0,71
<i>Terminalia ivorensis</i> (plantation)	-	1,66	1,23	0,121	0,040	0,27	0,34	-	0,63	1,10

Dans les plantations on a séparé, lors des récoltes de litière, les feuilles de framiré des feuilles des autres espèces ; leurs teneurs moyennes en minéraux (tableau 18) montrent une plus grande richesse des feuilles autres que framiré en azote et en cations.

Tableau 18 - Moyennes pondérées des teneurs de la litière de feuilles en plantations, en % de la matière sèche.

		N	P	K	Ca	Mg
Banco	Framiré	1,66	0,121	0,27	0,63	0,43
	autres espèces	2,37	0,106	0,53	1,01	0,54
Yapo	Framiré	1,23	0,040	0,34	1,10	0,27
	autres espèces	1,47	0,050	0,63	1,57	0,34

C. LES ELEMENTS MINERAUX DANS LES EAUX DE PLUIE ET LE PLUVIOLESSIVAGE

Le pluviolessivage est l'enrichissement en éléments minéraux des eaux de pluie à leur passage sur la végétation. Les éléments passant ainsi de la plante à l'eau de pluie peuvent provenir de la récrétion par les organes végétaux, essentiellement les feuilles, et des poussières déposées à leur surface dans l'intervalle de deux pluies. Ce dernier apport semble peu important en basse Côte-d'Ivoire où CROIZAT ⁽¹⁾ a trouvé peu de dépôts de poussières atmosphériques ; on peut donc admettre qu'une grande partie des éléments pluviolessivés provient de la plante même.

Le pluviolessivage est mesuré par différence entre le contenu des pluies à découvert et le contenu des eaux recueillies sous forêt. Ces deux mesures ayant été faites en des emplacements suffisamment distants pour que les précipitations mensuelles diffèrent de l'un à l'autre, on n'a calculé le pluviolessivage que dans le bilan annuel (tableaux 32 à 36).

1) Les eaux de pluie

Elles ont été étudiées par E.J. ROOSE (1974) à Adiopodouré (15 km du Banco, 50 km de Yapo) et par P. MATHIEU et C. MONNET (1970) à 100 km environ au nord-ouest d'Abidjan. Les teneurs moyennes en éléments trouvés par ces auteurs diffèrent entre elles ainsi qu'avec les résultats que nous avons obtenus sur 7 mesures à Adiopodouré (mai, juin, juillet) (tableau 19). Il s'agit d'un paramètre extrêmement variable (P. MATHIEU, 1972) et par ailleurs dans un

(1) communication personnelle de M. CROIZAT, du laboratoire de Physique de l'Université d'Abidjan. D'autre part en recueillant l'eau de pluie sous forêt après chaque pluie à Adiopodouré nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation entre la quantité d'éléments dans l'eau et le nombre de jours sans pluie ayant précédé l'averse, relation qui devrait exister si un dépôt de poussière important se faisait régulièrement.

emplacement tel qu'Adiopodoumé les risques de contaminations accidentelles existent; nous avons estimé l'apport par les pluies (tableaux 32 à 36) en utilisant les valeurs de E.J. ROOSE, qui a fait des mesures nombreuses, sauf lorsqu'elles diffèrent à la fois des deux autres sources de résultats. (1)

Tableau 19 - Teneur en éléments minéraux des eaux de pluies, en Côte-d'Ivoire, en mg/l.

	N	P	K	Ca	Mg
présent travail	-	0,03	0,29	0,90	0,41
ROOSE (1974)	1,34	0,15	0,35	0,90	0,45
MATHIEU et al. (1970)	-	0,03	0,50	1,00	0,10
estimation utilisée	1,34	0,03	0,35	1,00	0,45

2) Les eaux d'égouttement sous forêt

Les eaux recueillies chaque semaine sous forêt dans 10 à 20 pluviomètres de 5 dm² par placette ont été regroupées par 4 semaines pour l'analyse minérale. En comparant les stations on remarque que les teneurs des eaux d'égouttement en N, P, K et Mg ont tendance à être plus élevées là où les teneurs des feuilles (estimées par celles de la litière) sont plus élevées, ce qui confirme l'importance de la récrétion dans le phénomène de pluviolessivage. Cette tendance n'a pas été observée pour le calcium, soit parce qu'il proviendrait pour une plus grande part de poussières déposées sur les feuilles, soit parce que les variations de teneur des feuilles concerneraient les formes fixées.

Tableau 20 - Moyennes pondérées des teneurs des eaux de pluie sous forêt, en mg/l.

	N	P	K	Ca	Mg
Banco, plateau	6,1	0,13	4,0	2,5	2,8
, talweg	5,8	0,65	12,2	3,3	3,6
, framiré	2,9	0,73	4,5	2,3	1,2
Yapo, forêt	2,5	0,36	5,1	2,2	1,6
, framiré	2,5	0,19	6,0	2,3	0,9

(1) Les résultats concernant l'azote sont confirmés par ceux de P. VILLECOURT et E.J. ROOSE (1974) qui trouvent en savane de Lamto (Côte d'Ivoire) un apport annuel du même ordre qu'à Adiopodoumé.

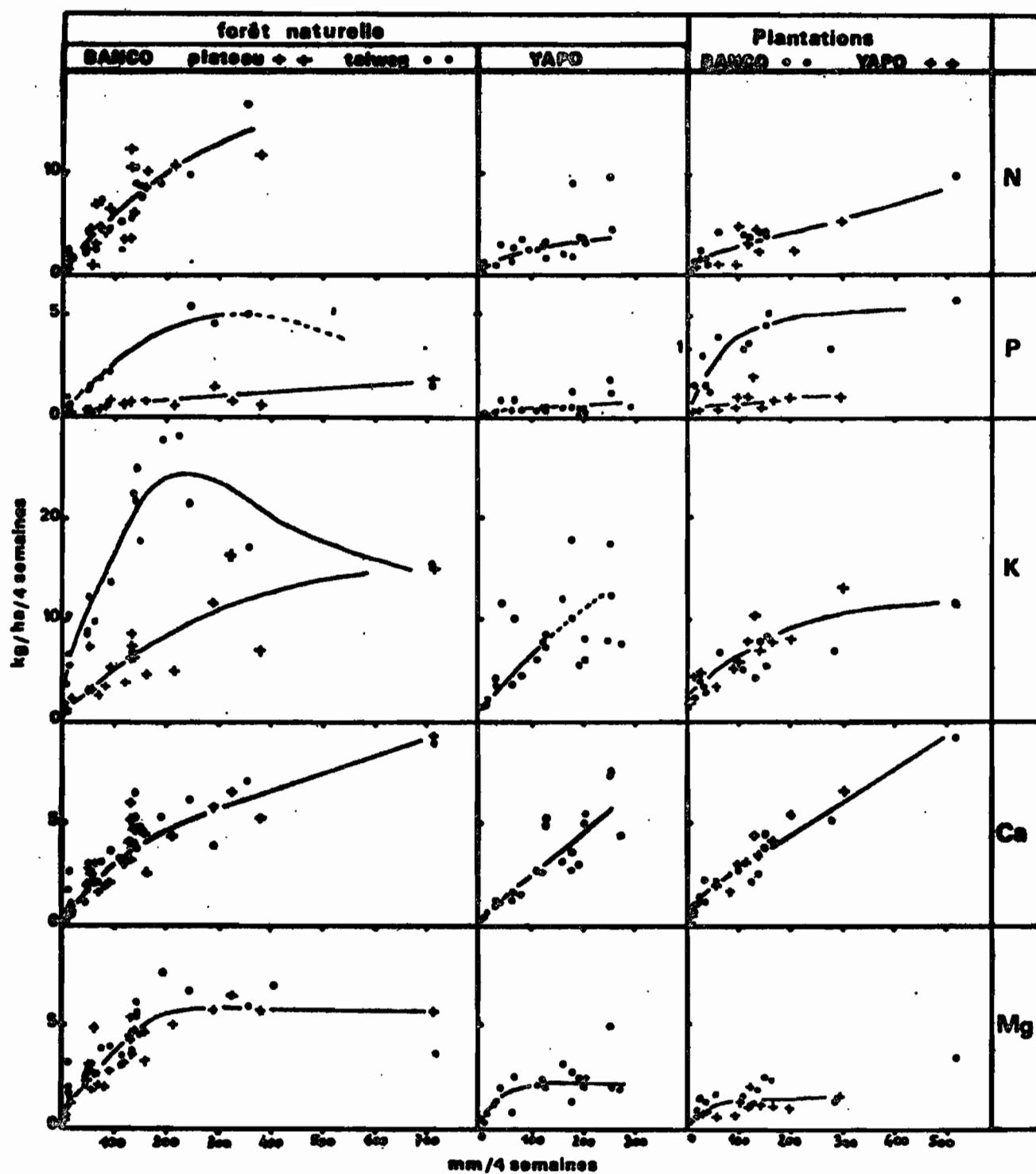


Fig. 8 Quantités d'éléments minéraux apportés au sol par les eaux d'égouttement en fonction de l'intensité des précipitations.

Les teneurs sont extrêmement variables au cours de l'année et fortement dépendantes de la quantité de pluie. Le type de relation (figure 9) dépend de l'élément considéré ; dans tous les cas l'augmentation de la quantité lessivée est très rapide avec l'augmentation de la pluviosité jusqu'à 100-200 mm par 4 semaines ; au-delà, la pente de la courbe diminue ou devient nulle dans le cas du magnésium. Le lessivage du potassium, très intense dans la station de talweg du Banco, diminue dans ce site lorsque la pluviosité dépasse 200-250 mm par 4 semaines. Ceci pourrait être dû à une diminution de la teneur du feuillage en potassium pendant la grande saison des pluies, liée à des réserves du sol en potassium insuffisantes à cette période où l'apport par la litière est minimum et la lixiviation maximum ; H.B.Jr. TUKEY et al. (1959) ont en effet montré expérimentalement que le lessivage des feuilles entraînait une absorption au niveau du sol. Notons cependant que M.A. HARRELSON (1969) attribue la plus grande partie de l'azote trouvée dans les eaux d'égouttement à Porto Rico (62 kg/ha/an) à la fixation d'azote atmosphérique par la phyllosphère.

La composition chimique de l'eau d'écoulement le long des troncs n'a pas été étudiée, car cette eau représente moins de 1 % des précipitations atteignant le sol (Ch. HUTTEL 1975, J.G. Mc COLL 1970, P.H. NYE 1961). Sa teneur en éléments minéraux en forêts tropicales est parfois plus élevée que celle de l'eau d'égouttement (J.G. Mc COLL, 1970) ou du même ordre (C.F. JORDAN, 1970) ; elle semble donc ne représenter qu'une part minime du flux entre végétation et sol.

D. LES ELEMENTS MINERAUX DANS LE SOL

1) L'azote

Des analyses de sol de forêt faites à plusieurs reprises jusqu'à 50 cm de profondeur indiquent (figure 9) une diminution très rapide de la teneur du sol en azote total entre la surface et 30-50 cm.

Dans l'horizon 0-10 cm, les teneurs ont été mesurées toutes les 4 semaines pendant environ 2 ans en forêt, et 2 fois (décembre et mai) en plantation, sur un échantillon constitué de 10 prélèvements. Les moyennes figurent au tableau 21 ; les quantités calculées par rapport à la surface de sol, étant donné la forte teneur en graviers des sols sur schistes, rendent mieux compte de l'importance relative des réserves dans les diverses stations,

et sont moins variables d'un site à l'autre que les teneurs.

Tableau 21 - Azote total dans le sol superficiel (0-10 cm).

	Nombre de mesures	teneur * ‰	quantité kg/ha	C/N
Banco, plateau	28	1,91 \pm 0,17	1 700	17,0
talweg	28	0,96 \pm 0,11	1 200	13,8
Terminalia	2	2,04	2 200	14,8
Yapo , forêt	19	2,94 \pm 0,23	1 600	13,8
Terminalia	2	1,96	2 600	13,8

* exprimée par rapport à la terre fine, avec intervalle de confiance au risque 5 %.

Le sol du plateau au Banco, qui est le seul à avoir un horizon humique différencié, se remarque par son rapport C/N plus élevé.

Les variations au cours de l'année de l'azote total ont une allure en "dent de scie" avec un maximum peu marqué en août-septembre (F. BERNHARD-REVERSAT 1974).

Pour H. JENNY (1950, 1960) il y a 4 à 5 fois plus d'azote dans les sols tropicaux que dans les sols tempérés, et les valeurs qu'il donne de la quantité d'azote dans un sol forestier de Colombie, de 30 000 kg/ha entre 0 et 110 cm, dépasse de beaucoup ce que nous obtiendrions sur la même profondeur. D'autres auteurs donnent des valeurs du même ordre que celles du tableau 13 pour des forêts ombrophiles : 1500-2500 kg/ha pour l'horizon 0-15 cm (W.V. BARTHOLOMEW et al., 1953, au Zaïre), 1500-3600 kg/ha pour l'horizon 0-8 cm (I.S. CORNFORTH, 1970, à Trinidad).

Les teneurs indiquées pour les horizons superficiels de forêts ombrophiles sont souvent plus élevées qu'au Banco et comparables au sol de Yapo : 2,84 ‰ à 5 cm (SINGH, 1968, en Inde), 2,9 ‰ pour l'horizon 0-5 cm (J.A.R. BATES, 1960, Nigeria). Les sols forestiers de l'Amazonie semblent avoir des teneurs comparables à celles du Banco : 1,58 ‰ pour l'horizon 0-3 cm (N. STARK, 1970), 1,1 ‰ pour l'horizon 0-15 cm (W.A. WILLIAMS et al., 1972).

La teneur en N minéral a été également mesurée au cours de l'année. L'absence d'accumulation dans le sol est mise en évidence au tableau 22. Le stock ainsi constitué entre 0 et 10 cm est d'environ 4 kg d'azote nitrique et 6 à 8 kg d'azote ammoniacal par ha.

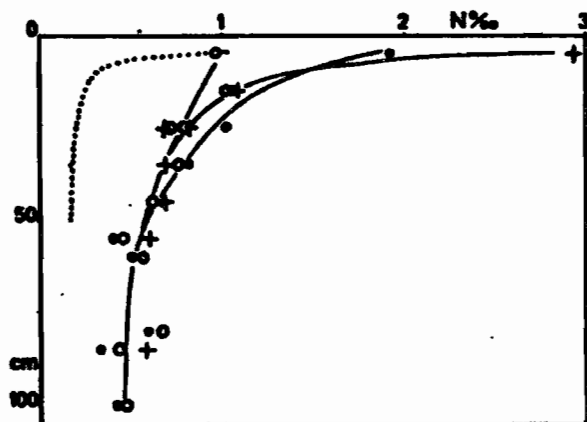


Fig. 9 Répartition de l'azote total du sol en forêt

● : Banco plateau
○ : Banco talweg
+ : Yapo (Terre fine)
..... : Yapo (Terre totale)

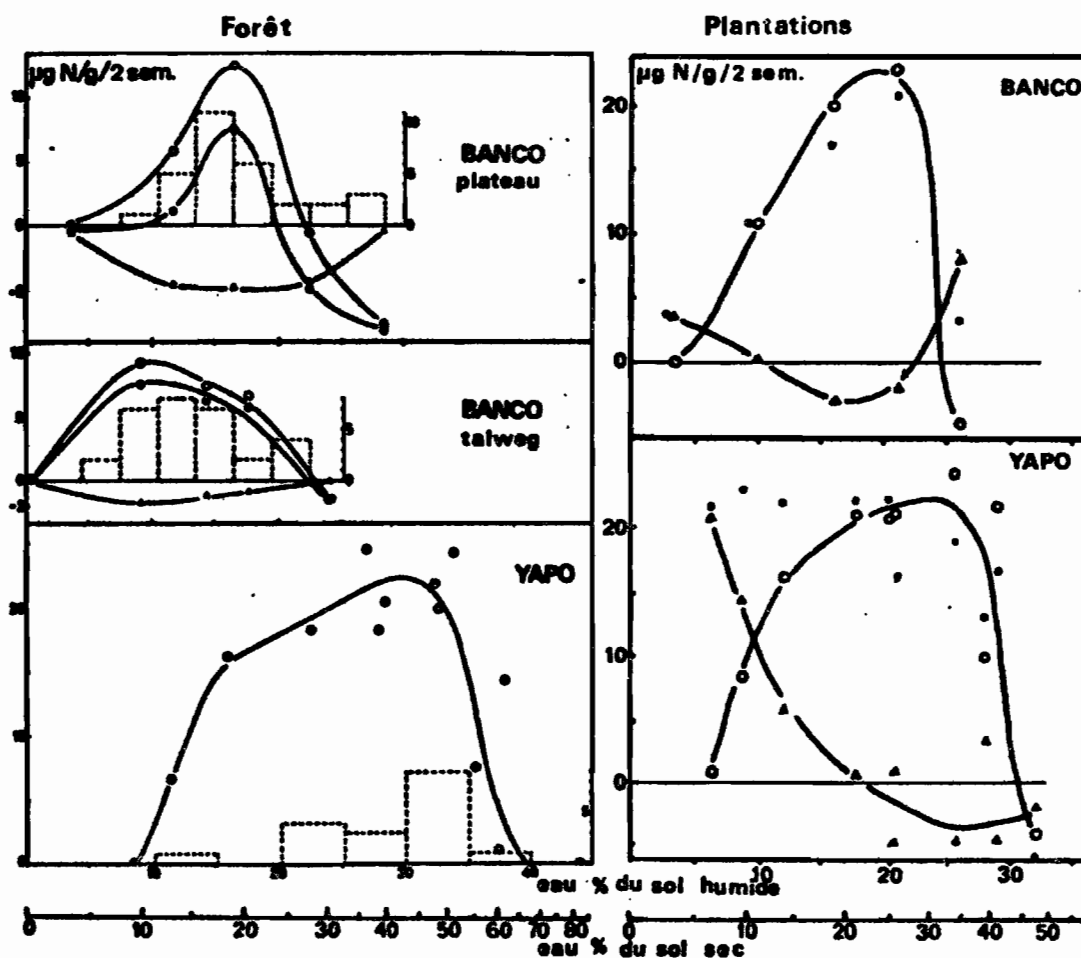


Fig. 10 Influence de l'humidité du sol sur la minéralisation de l'azote en 2 semaines d'incubation en étuve à 30°C.

Cercles noirs : $\text{N-NO}_3 + \text{N-NH}_4$

Cercles blancs : N-NO_3

Triangles : N-NH_4

Histogramme et échelle de droite : fréquence des humidités du sol en forêt d'après des mesures faites toutes les 4 semaines.

Tableau 22 - Teneur moyenne du sol superficiel (0-10 cm) en N minéral en $\mu\text{g/g}$ de sol, avec intervalles de confiance au risque 5 % (exprimée par rapport à la terre fine).

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
nombre de mesures	23	23	7	16	7
N-NO ₃	4,6 \pm 1,0	3,0 \pm 0,9	3,3 \pm 1,4	7,3 \pm 3,9	1,5 \pm 1,5
N-NH ₄	8,7 \pm 1,9	5,9 \pm 1,1	5,2 \pm 0,5	10,9 \pm 2,5	6,6 \pm 2,2

2) La minéralisation nette de l'azote du sol

Elle a été étudiée d'une part au laboratoire par des incubations de sol en étuve à 30° pour l'évaluation de la quantité d'azote facilement minéralisable, et d'autre part sur le terrain pour l'estimation de la minéralisation annuelle in situ.

a) Minéralisation en fonction de l'horizon

Des échantillons de sol de forêt prélevés aux profondeurs 0-3 cm, 3-10 cm, 30-50 cm ont été mis en incubation pendant 2 semaines à l'étuve. Des répétitions faites à différentes périodes de l'année donnent des valeurs très dissemblables, mais la tendance générale reste la même : la nitrification n'est importante que dans l'horizon superficiel, alors que la production d'azote ammoniacal diminue mais reste appréciable en profondeur.

Les mesures faites par CUNNINGHAM (1962) au laboratoire et par de RHAM (1971) sur le terrain, sur des sols forestiers tropicaux, confirment la faible minéralisation en profondeur. Aussi avons-nous principalement étudié par la suite le sol superficiel.

b) Influence de l'humidité du sol

Pour chaque station, des incubations de 2 semaines ont été faites avec le sol du niveau 0-10 cm ajusté à des humidités variées.

Les résultats montrent (figure 10) une grande sensibilité de la minéralisation à l'humidité du sol; l'optimum est obtenu pour des humidités qui correspondent, en ce qui concerne la forêt naturelle, aux humidités les plus fréquentes in situ.

Des résultats similaires ont été obtenus par G. MOUREAUX (1967) avec un sol forestier de Casamance (Sénégal) où la zone optimale d'humidité est peu étendue et la nitrification faible aux humidités basses et élevées.

Certaines des courbes de la figure 10 montrent une diminution de la quantité d'azote minéral par rapport au sol initial pour les humidités élevées. Une telle humidité pouvant s'observer sur le terrain pendant de courtes périodes, on a mesuré la rapidité du phénomène de disparition de l'azote nitrique par des incubations de 24 et 48 heures de sol humidifié et enrichi ou non en KNO_3 (10 μg de N-NO_3 par g de sol frais). Cette méthode est grossière, car elle ne tient pas compte des processus d'immobilisation, et ne suffit pas à étudier un phénomène aussi complexe que la dénitrification (Y. DOMMERGUES et F. MANGENOT 1970). Elle permet cependant d'observer qu'avec une humidité suffisante la perte nette d'azote nitrique est de 85 à 90 % en 24 heures et presque totale en 48 heures; le tableau 23 donne un exemple parmi les essais qui ont été faits. La teneur en eau du sol à partir de laquelle on obtient in vitro une forte diminution des nitrates peut être estimée approximativement en comparant les différents résultats du tableau 24 et semble caractéristique du sol considéré. Exprimées par rapport à l'humidité mesurée après avoir soumis le sol à une succion de 1/3 d'atmosphère, ces valeurs donnent 115 % dans les deux stations de forêt du Banco, et 120-130 % à Yapo.

Tableau 23 - Teneur du sol en azote minéral après 2 jours d'incubation de sol enrichi en KNO_3 et ajusté à diverses humidités. Teneurs en $\mu\text{g/g}$ sol sec (terre fine).

	Banco plateau			Banco talweg			Yapo		
	h % *	N- NO_3	N- NH_4	h % *	N- NO_3	N- NH_4	h % *	N- NO_3	N- NH_4
Sol initial	20	22	6	20	19	5	33	27	12
Sol après incubation	32	29	7	23	23	5	45	35	10
	37	18	14	32	4	13	52	36	9
	49	0	18	41	0	24	61	1	27

* Eau du sol en % du sol sec.

Tableau 24 - Humidités du sol entre lesquelles commence la perte de nitrates : résultats de plusieurs essais (humidités en % du poids sec).

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
sans apport de nitrates	< 39 33-39	22-32		49-61 37-49 < 52 96-104	
avec apport de nitrates	37-49	23-32 25-30 23-32	25-32	52-61	43-52
estimation de la valeur limite	37-39	27-28		49-52	

L'accumulation d'azote ammoniacal observée au tableau 23 proviendrait, selon J.W. WOLDENDORP (1965) et M.E. TUSNEEM et W.H. PATRICK Jr. (1971), de l'ammonification de la matière organique qui est un processus insensible au manque d'oxygène, et à l'absence de nitrification, la réduction des nitrates en ammoniac étant faible surtout lorsque le sol est saturé d'eau.

Le bilan est cependant négatif dans les sols à humidité supérieure à la capacité de rétention et bien que les mesures réalisées ne permettent pas de rejeter l'hypothèse d'une réorganisation, elles suggèrent l'existence possible d'une dénitrification. Le pH minimum connu pour permettre la dénitrification est de 5 (Y. DOMMERGUES et F. MANGENOT 1970) alors que celui des sols étudiés ici varie entre 3,5 et 4,5 ; cependant l'accumulation d'ammoniac en l'absence de nitrification peut élever momentanément le pH. D'ailleurs le phénomène de dénitrification dans les sols forestiers tropicaux est très peu connu (G. MOUREAUX et G. BOQUEL 1973).

Dans la mesure où l'excès d'humidité du sol provoque un arrêt de la nitrification, les pertes par dénitrification qui pourraient se produire lors d'une période de saturation du sol sont faibles, le sol ne pouvant perdre que la très petite quantité de nitrates présente. Néanmoins après la pluie, ces sols bien drainés se trouvent rapidement à une humidité favorable à la nitrification et c'est à la faveur d'alternance de périodes pluvieuses et sèches que ces pertes pourraient être relativement importantes. Notons que

d'après H.D. DUBEY et R.H. FOX (1974) à Porto Rico, seul l'horizon supérieur de sols de zone tropicale humide montre une dénitrification in vitro en conditions saturées, les horizons inférieurs n'ayant pas de flore dénitrifiante faute de source d'énergie suffisante.

c) Minéralisation de l'azote in situ

La méthode utilisée est maintenant classique et une description critique en a été faite par G. LEMEE (1967). Pour chaque mesure, 10 prélèvements de sol (0-10 cm) mélangés permettent d'obtenir un échantillon initial représentatif et de faire 4 à 6 incubations de 4 semaines in situ sur le même sol. ⁽¹⁾ On a vérifié que le fait de prélever le sol et de le mélanger ne modifiait pas significativement la production d'azote minéral (F. BERNHARD-REVERSAT, 1974).

Les mesures ont été faites toutes les 4 semaines pendant près de deux ans en forêt du Banco, moins régulièrement en forêt de Yapo ; en plantations elles ont été faites toutes les 8 semaines pendant un an.

Les mesures faites au cours de l'année montrent des variations importantes qui n'ont pas un caractère saisonnier marqué. Aux périodes très sèches correspond cependant une minéralisation faible. En forêt du Banco, on distingue un maximum entre août et octobre qui pourrait être lié à la présence d'une plus grande quantité d'azote organique dans le sol à cette période, provenant elle-même de l'incorporation au sol de la litière décomposée en saison des pluies. Dans cette forêt on observe en effet au cours de l'année une corrélation significative entre la production d'azote minéral et la teneur en azote total ($r = 0,61$ et $0,79$ pour 23 mesures). R.R. CUNNINGHAM (1962), A.W. MOORE et E.O. JAYEBO (1963) et J.S. CORNFORTH (1971) trouvent également une relation entre l'azote total et l'azote minéralisable dans des sols forestiers tropicaux.

La moyenne des valeurs de la production d'azote minéral par 4 semaines a été multipliée par 13 pour obtenir la production annuelle et les résultats sont donnés au tableau 25.

(1) temps choisi en fonction d'un essai préliminaire montrant un arrêt de la production d'azote minéral après 4 semaines dans des boîtes placées in situ.

Tableau 25 - Production d'azote minéral dans l'horizon 0-10 cm
* par rapport à la terre fine.

	nombre de mesures	N-NO ₃ µg/g/4 sem.	N-NH ₄ + N-NO ₃ µg/g/4 sem.	N-NO ₃ + N-NH ₄ kg/ha/an	taux annuel
Banco, plateau	23	14,4	14,3	167	9,8
talweg	23	9,2	9,4	156	12,5
framiré	6	21,2	24,6	350	15,6
Yapo, forêt	13	18,0 *	18,3 *	125	8,0
framiré	6	9,7 *	9,3 *	160	6,2

Les valeurs de la production d'azote minéral à l'hectare au Banco en forêt naturelle sont proches de celles qui ont été trouvées par P. de RHAM (1971) dans cette forêt (142 et 125 kg/ha/an), compte tenu du fait qu'il considère l'horizon 0-5 cm. Les valeurs qu'il trouve à Yapo nous semblent trop élevées : en effet les valeurs que nous trouvons au tableau 25 correspondent approximativement, pour les trois sites, à l'apport annuel d'azote par la litière.

Nos résultats montrent que tout l'azote minéralisé est nitrifié contrairement à ce qui se passe dans les forêts tempérées à sols acides (G. LEMEE, 1967 ; K. VLASSAK, 1970 ; H. ELLENBERG, 1971), et P. de RHAM (1971) fait remarquer que ces sols de forêts tropicales humides ressemblent à des mulls de climat tempéré, malgré un pH bas. Cette nitrification active va à l'encontre des résultats obtenus par des méthodes bactériologiques par H. JACQUEMIN et Y. BERLIER (1956) qui montrent un pouvoir nitrifiant très faible dans une forêt secondaire sur sables tertiaires de Côte-d'Ivoire. En forêt tropicale sèche (Casamance), Y. DOMMERGUES (1956) trouve également un pouvoir nitrifiant élevé, et d'après P. de RHAM (1973) la présence d'arbres, en opposition au milieu herbacé, est plus importante que le facteur pluviosité pour une bonne minéralisation de l'azote.

Le tableau 25 fait cependant apparaître une variabilité assez importante entre les stations étudiées, dont l'origine sera discutée au chapitre III.

Des mesures de la minéralisation de l'azote dans la litière in situ ont été faites par incubation dans des cadres de 0,25 m² recouverts d'un toit et laissés in situ pendant 4 semaines, à 4 périodes de l'année en forêt et à 2 périodes en plantations.

litières du Banco ont montré un taux de minéralisation élevé par rapport à l'azote total, mais étant donné la faible quantité de litière présente sur le sol, cela représente peu dans la production d'azote minéral. On peut estimer à 8-12 kg/ha/an la quantité ainsi produite dans les stations du Banco, et à 0 à 3 kg à Yapo (F. BERNHARD-REVERSAT, 1974).

3) Le phosphore et sa minéralisation

Le phosphore assimilable a été extrait par la méthode décrite par P. DUCHAUFOUR (1970) et le tableau 26 montre une grande disparité entre les placettes : le phosphore n'est présent en quantité appréciable que dans les deux sites de talweg du Banco (forêt et plantation).

Les analyses n'ayant été faites qu'une ou deux fois au cours de l'année, les quantités données aux tableaux 32 à 36 ne donnent qu'un ordre de grandeur. Les réserves en phosphore assimilable sous plantation entre 0 et 50 cm peuvent être estimées semblables à celles des sols de forêt bien que nous n'ayons pas de résultats concernant le sol entre 20 et 50 cm.

Tableau 26 - Phosphore assimilable du sol superficiel, en $\mu\text{g/g}$ sol.

profondeur cm	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt * **	Yapo framiré * **
0 - 10	14	70	52	17 6	7 6
10 - 20	7	50	59	9 2	3 2
30 - 50	8	34		8 2	

* par rapport à la terre fine. ** par rapport à la terre totale
(terre fine + graviers)

Les teneurs en phosphore total sont en moyenne, entre 0 et 50 cm, de 0,31 % sur le plateau au Banco, 0,55 % dans le talweg, et 0,22 % en forêt à Yapo.

Ces résultats ne concordent pas avec ceux de D.K. ACQUAYE et J.W. OTENG (1972) qui observent au Ghana une corrélation positive du phosphore avec le carbone et l'azote des sols forestiers ; d'autre part ils trouvent des teneurs en phosphore plus élevées dans les sols sur schistes que dans les sols sur sables tertiaires. Au Venezuela, F.C. WESTIN et J.G. BRITO (1969) mettent

en évidence une relation entre la quantité de phosphore et le degré de lessivage des sols. A Trinidad, J.S. CORNFORTH (1970) observe des sols aussi pauvres que ceux de Yapo en phosphore assimilable et M. BLASCO-LAMENCA (1972) en trouve une quantité négligeable dans des sols de la forêt amazonienne. J.A.R. BATES et T.C.N. BAKER (1960) trouvent 24 à 34 ppm de phosphore assimilable dans l'horizon supérieur d'un sol forestier du Nigeria.

Le problème complexe de la minéralisation du phosphore n'a pu être approfondi dans le cadre du présent travail. K. IGUE et al. (1971) ont montré avec des sols de zone tropicale humide (Costa Rica) que pendant les 3 premiers mois d'incubation au laboratoire on observait une immobilisation, qui dans certains sols pouvaient se maintenir au moins 10 mois. Ces auteurs estiment que la valeur maximum du rapport C/P pour qu'il y ait une minéralisation nette est de 200. Dans le talweg de la forêt du Banco le rapport C/P est inférieur à cette valeur, mais il atteint 230 sur le plateau et 500 à Yapo, et il est possible qu'il n'y ait pas de minéralisation nette dans ces deux sites. En effet un essai d'incubation de 6 semaines des sols de l'horizon 0-10 cm de forêt a montré une minéralisation nette nulle ou faible dans le sol du talweg du Banco, une faible immobilisation dans le sol du plateau, et une forte immobilisation dans le sol de Yapo. Dans ces deux dernières stations l'immobilisation du phosphore est vraisemblablement liée à la forte activité biologique de ces sols et à la pauvreté en phosphore du matériel végétal apporté. Pour J.R. RAMIREZ-MARTINEZ (1968) la minéralisation du phosphore pourrait être due à la phosphatase libre du sol ; l'absence de relation entre la nutrition phosphorée et l'activité phosphatasique observée dans nos stations pourrait également résulter de ces phénomènes de compétition.

4) Les cations échangeables

L'analyse des cations échangeables a été faite à différentes périodes de l'année. La variabilité dans le temps est grande, de même que la variabilité dans l'espace, comme le montre le tableau 27 établi à partir de 6 prélèvements faits le même jour dans chaque station, et elle est aussi élevée en plantations qu'en forêt naturelle. La capacité d'échange, liée à la nature du sol, montre une variabilité plus faible que la teneur en cations échangeables, liée aux apports de litière et à l'absorption par les racines.

Les teneurs données en fonction de la profondeur au tableau 28 sont, pour la forêt, les moyennes de 4 séries d'analyses, et une seule en ce qui concerne les plantations. Là encore on doit considérer qu'il s'agit d'ordres de grandeur.

Tableau 27 - Intervalles de confiance des moyennes de 6 prélèvements exprimées en \pm % de celles-ci, des teneurs en cations échangeables. (risque de 5 %).

	profondeur	Banco plateau	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
K	0 - 10	22	28	27	25
	10 - 30	22	30	43	20
Ca	0 - 10	51	- *	82	83
	10 - 30	27	-	65	92
Mg	0 - 10	69	51	46	44
	10 - 30	42	44	47	89
Capacité d'échange	0 - 10	31	15	15	23
	10 - 30	15	17	14	18

* teneurs négligeables.

La richesse relative du sol de la forêt de Yapo ressort de ce tableau et, dans une moindre mesure, celle du sol de plantation à Yapo. On notera que ces teneurs plus élevées se maintiennent en profondeur alors qu'au Banco les sols sont extrêmement pauvres au-dessous de 30 cm. Cependant la figure 11 en représentant les quantités d'éléments par rapport à la surface du sol rend mieux compte de l'importance relative des réserves dans les différents sites. La pauvreté en calcium du sol sous Terminalia au Banco est remarquable et sera discutée plus loin.

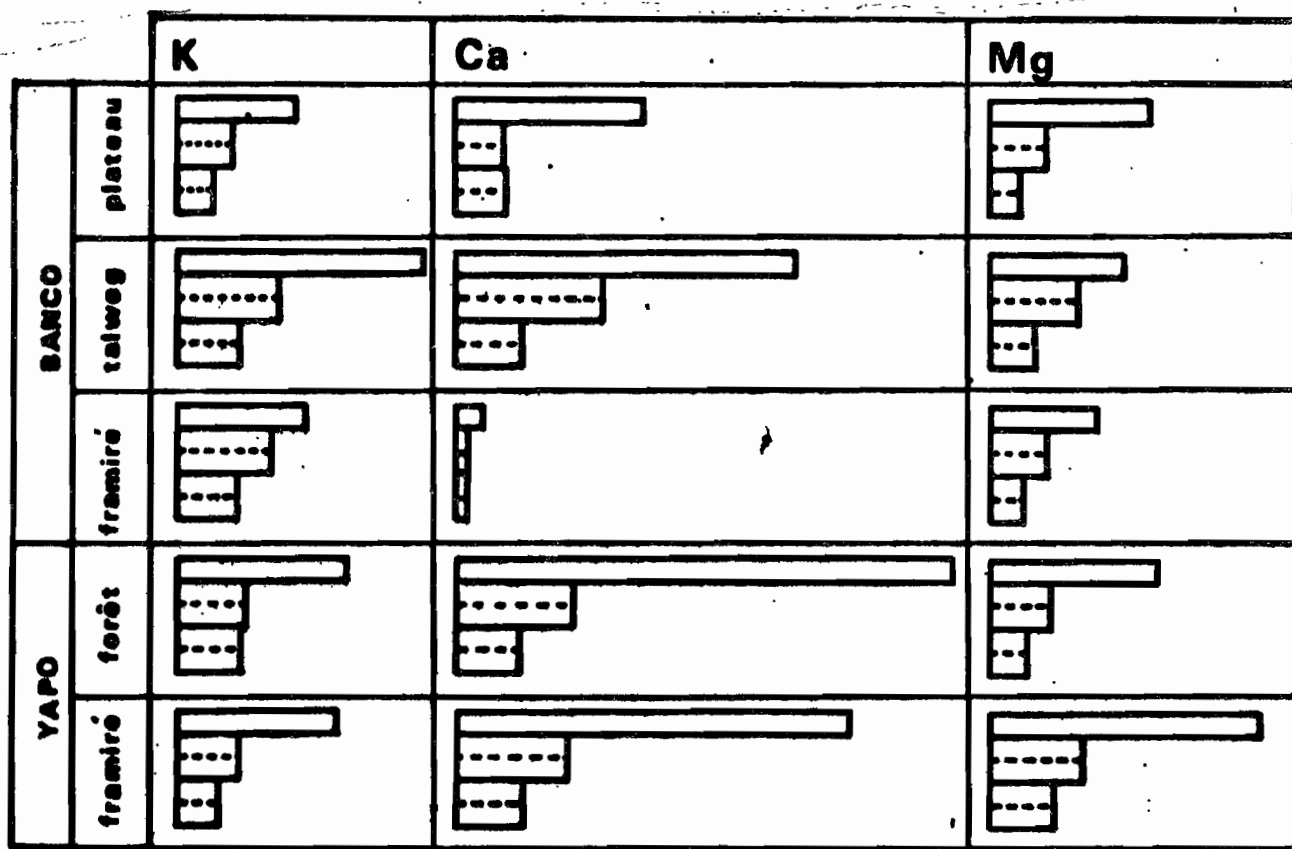


Fig. II Estimation des réserves du sol en bases échangeables

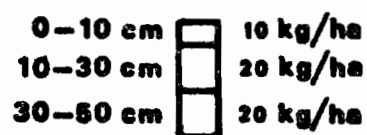


Fig. I2 Schéma de l'installation des lysimètres en forêt.

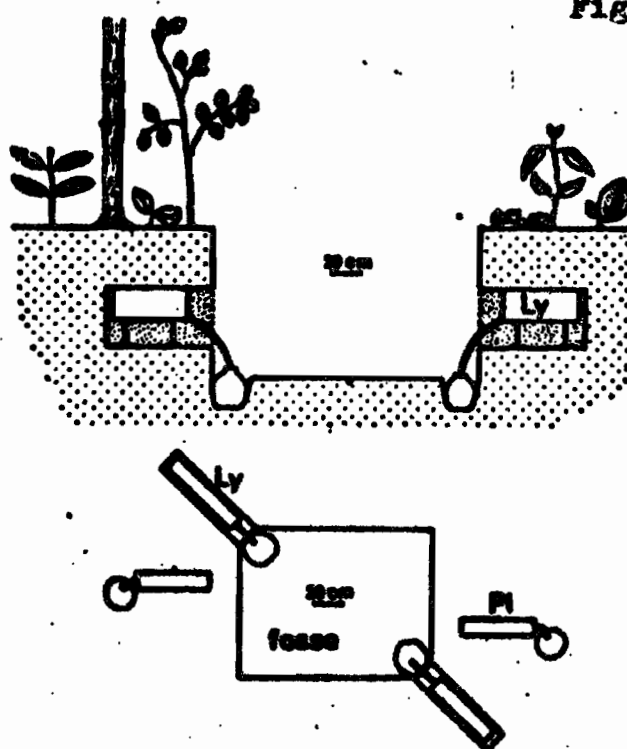


Tableau 28 - Teneur en cations échangeables en m.éq/100 g sol. (en forêt : moyenne des résultats de 4 périodes ; en plantations : juillet)

profondeur cm	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo * forêt	Yapo * framiré
K	0 - 10	0,09	0,13	0,08	0,22
	10 - 30	0,03	0,05	0,05	0,12
	30 - 50	0,02	0,03	0,03	0,09
Ca	0 - 10	0,27	0,35	0,03	1,23
	10 - 20	0,05	0,14	0,01	0,38
	30 - 50	0,05	0,06	0,01	0,17
Mg	0 - 10	0,41	0,23	0,21	0,69
	10 - 30	0,11	0,14	0,10	0,33
	30 - 50	0,05	0,07	0,05	0,17

* par rapport à la terre fine.

5) Circulation des éléments minéraux dans le sol par les eaux et hors de l'écosystème

Quelques données sur ce problème ont été obtenues par l'étude des eaux de lysimètres et des eaux de cours d'eau en forêt naturelle.

a) Les eaux recueillies en lysimètres

Dans les 3 placettes de forêt on a placé 2 lysimètres constitués par des auges remplies de sable grossier et placés dans le sol comme l'indique la figure 12 ; le sol situé au-dessus des lysimètres n'est pas perturbé et la végétation y subsiste. Le haut du lysimètre est placé à 40 cm de profondeur, dimension choisie d'après le profil de répartition des racines : 60 à 80 % des petites racines se trouvent entre 0 et 40 cm (Ch. HUTTEL, 1975). Pour diminuer l'erreur due au nombre insuffisant de lysimètres les eaux recueillies sont comparées aux eaux de 2 pluviomètres placés à proximité immédiate. Les eaux sont collectées toutes les semaines et réunies par 4 semaines pour l'analyse.

Le rapport moyen (pondéré par les quantités de pluie) entre les teneurs des eaux de lysimètres et des eaux de pluviomètres a été calculé et les résultats sont donnés au tableau 29.

Tableau 29 - Rapport des teneurs : eaux de lysimètres/eau de pluviomètres. (moyennes annuelles)

	N total	P	K	Ca	Mg
Banco plateau	1,0	0,23	0,51	2,0	1,0
Banco talweg	1,5	0,20	0,58	3,6	1,5
Yapo forêt	3,9	0,17	0,60	2,6	2,1
analyse de variance entre stations (1)	S. 1 %	N.S. -	N.S. -	S. 2,5 %	S. 1 %

(1) S : significatif, avec le seuil. NS : non significatif.

Le phosphore est peu entraîné par les eaux qui n'en contiennent souvent que des traces. Le potassium, bien que très mobile, est moins entraîné que les autres cations. La rétention et la reabsorption de ces deux éléments au niveau du sol superficiel sont donc relativement plus efficaces que pour les autres éléments.

Le magnésium et le calcium sont significativement mieux retenus dans la station du plateau du Banco que dans les deux autres placettes de forêt ; il est possible que, le sol ayant dans cette station des teneurs en cations très faibles, la nutrition minérale de la végétation se fasse pour une plus grande part à partir des éléments contenus dans les eaux.

L'azote est peu entraîné au Banco. Par contre à Yapo il semble y avoir une mauvaise économie de l'azote dans un écosystème déjà pauvre en cet élément.

On observe au Banco une relation négative assez lâche entre la teneur des eaux de percolation et la quantité de pluie (à défaut de la quantité d'eau percolée dont le dispositif expérimental ne donne pas une valeur exacte), relation qui n'existe pas à Yapo. Pour C.F. JORDAN et J.R. KLINE (1972) l'existence d'une telle relation est liée à un sol désaturé et / ou ayant une faible capacité d'échange ; l'absence de relation indiquant un taux de saturation et une capacité d'échange élevés. Le tableau 30 montre que les différences entre les deux forêts vont bien dans ce sens, le sol de Yapo étant capable de compenser les variations de teneur de la solution du sol.

Tableau 30 - Coefficient de corrélation entre les teneurs des eaux de percolation et la pluviosité, et caractères du complexe absorbant.

	K	Ca	Mg	Capacité d'échange m.eq./100 g		Taux de saturation %	
				0-10 cm	10-40 cm	0-10 cm	10-40 cm
Banco plateau	-0,55 S	-0,52 S	-0,53 S	13,1	6,7	8,0	5,4
Banco talweg	-0,49 S	-0,44 S	-0,39 NS	4,6	5,0	18,3	8,0
Yapo	-0,16 NS	-0,33 NS	-0,02 NS	14,0*	6,1*	19,6	10,2

S : significatif au risque de 10 %. NS : non significatif.

* par rapport à la terre fine

b) Les eaux de cours d'eau

En l'absence d'exploitation, les pertes en éléments minéraux se limitent à leur entraînement par les eaux vers la nappe phréatique et vers les cours d'eau. Les mesures de teneurs de ces eaux, dont nous disposons, ne permettent pas de chiffrer les sorties ; ceci nécessiterait une installation permettant de recueillir les eaux d'un bassin versant, et un substrat géologique imperméable (F.H. BORMANN et G.E. LIKENS 1967, P. MATHIEU 1972).

Au Banco on a prélevé l'eau d'un ruisseau ayant sa source en aval de la placette de talweg. Pour la région de Yapo on a prélevé l'eau d'un cours d'eau permanent et d'un ruisseau temporaire coulant tous deux en forêt de l'Abbé, identique à celle de Yapo et sur le même sol. Le tableau 31 donne les résultats ainsi que des données sur la teneur de la nappe au Banco (Il ne se forme pas de nappe dans les schistes birrimiens, selon G. ROUGERIE, 1960).

Tableau 31 - Composition chimique des eaux de cours d'eau et de nappe phréatique, en mg/l.

	N total	N minéral	P	K	Ca	Mg
Banco cours d'eau moy.*	1,06	0,46	0,02	0,44	1,63	0,98
extrêmes	0,25-1,75	0,17-0,74	0,01-0,20	0,25-0,65	0,52-5,62	0,50-2,30
Banco (SODECI ⁽¹⁾) nappe	-	0	0	-	0,8	0,24
Banco (ROUGERIE 1960) nappe	-	-	-	traces à 0,3	0,4-1,1	-
Yapo cours d'eau moy.**	2,20	0,90	0,07	1,41	1,83	0,87
extrêmes	1,60-2,80	0,36-1,78	0,05-0,10	1,20-2,10	0,84-2,47	0,21-1,64

* 9 prélèvements

** 6 prélèvements

Ces résultats montrent des eaux faiblement minéralisées et confirment les observations faites avec les lysimètres, excepté en ce qui concerne le potassium dont la teneur n'est pas négligeable dans les eaux prélevées à Yapo.

En forêt ombrophile de Costa Rica, J.G. MAC COLL (1970) observe également dans l'eau d'un cours d'eau l'absence de phosphore, et note une faible quantité d'azote. En forêt amazonienne, d'après FITTKAU E.J. (1967), les cours d'eau sont très pauvres en minéraux, mais leur répartition est différente : le calcium est absent, le magnésium à l'état de traces, mais la teneur en potassium est appréciable.

III. CARACTERISATION GLOBALE DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES

Les données des précédents paragraphes ont été utilisées pour estimer les quantités d'éléments minéraux mises en jeu dans les cycles.

A. Données sur une base annuelle

Elles sont résumées, par éléments, dans les tableaux 32 à 36. Dans ces tableaux l'apport par les pluies, à la ligne 1, constitue les

(1) Résultats communiqués par M. ADOU, du service des mines de Côte d'Ivoire.

entrées dans l'écosystème. Les sorties ne figurent pas mais les lignes 8 et 9 permettent de comparer l'efficacité des systèmes dans la rétention des éléments minéraux. La circulation dans le système est montrée par les lignes 2 à 7. La ligne 2 donne les valeurs de la minéralomasse aérienne (troncs, branches, rameaux et feuilles) d'où sont exclus les lianes et les arbustes. La ligne 3 donne une estimation des quantités d'éléments immobilisés annuellement dans le bois par son accroissement ; ce dernier a été mesuré en forêt (Ch. HUTTEL et F. BERNHARD-REVERSAT 1975) et estimé en plantation en divisant la biomasse par l'âge. Les lignes 4 et 5 représentent les transferts entre la végétation et le sol concernant les parties aériennes. La ligne 6 est une estimation de l'absorption annuelle par la végétation, en supposant que les paramètres 4 et 5 sont en moyenne constants d'une année à l'autre ; ceci est vrai en moyenne en forêts climaciques (systèmes en équilibre) et représente une approximation pour les plantations. Dans ces conditions l'absorption est la somme des flux entre végétation et sol et de l'immobilisation annuelle. La ligne 7 donne des valeurs indicatives des réserves du sol entre 0 et 50 cm.

Tableau 32 - L'azote dans les sites étudiés.

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
1 apport par les pluies, kg/ha/an	21				
2 immobilisation dans la biomasse aérienne, kg/ha	1400		700	1000	470
3 immobilisation annuelle, kg/ha/an	12	8	13	10	15
4 apport au sol par la litière, kg/ha/an	170	158	156	113	112
5 lessivé sur la végétation, kg/ha/an	60	60	31	13	15
6 absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	242	226	200	136	142
7 N total du sol, 0-10 cm kg/ha/an 0-50 cm	1720 6500	1220 5800	2200 -	1560 2600	2600 -
minéralisation annuelle 0-10 cm + litière, kg/ha/an	175	168	360	128	160
8 circulation dans le sol, 0-40 cm rapport Lysim./Pluviom.	1,0	1,5	-	3,9	-
9 teneur des eaux de cours d'eau, mg/l	1,1		-	2,2	-

Tableau 33 - Le phosphore dans les sites étudiés.

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
1 apport par les pluies, kg/ha/an	0,5				
2 immobilisation dans la biomasse, kg/ha	100		42	70	26
3 immobilisation annuelle, kg/ha/an	1	1	1	1	1
4 apport au sol par la litière, kg/ha/an	8	14	8,5	4	4
5 lessivé sur la végétation, kg/ha/an	1,5	9,5	12,5	5,5	2,5
6 absorption (total 3+4+5) kg/ha/an	11	25	22	11	8
7 phosphore assimilable 0-50 cm kg/ha	50	330	330*	25	25*
8 circulation dans le sol, 0-40 cm, rapport Lysim./Pluviom.	0,23	0,20	-	0,17	-
9 teneurs des cours d'eau, mg/l	0,02		-	0,07	-

* estimé égal aux quantités trouvées en forêt en situation topographique identique.

Tableau 34 - Le potassium dans les sites étudiés.

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
1 apport par les pluies, kg/ha/an	5,5				
2 immobilisation dans la biomasse, kg/ha	600		230	350	150
3 immobilisation annuelle, kg/ha/an	6	4	5	5	5
4 apport au sol par la litière kg/ha/an	28	81	33	26	42
5 lessivé sur la végétation, kg/ha/an	60	170	75	82	81
6 absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	94	255	113	114	128
7 K échangeable, 0-50 cm, kg/ha	80	160	120	115	90
8 circulation dans le sol, 0-40 cm, rapport Lysim./Pluviom.	0,51	0,58	-	0,60	-
9 teneurs des cours d'eau, mg/l	0,44		-	1,4	-

Tableau 35 - Le calcium dans les sites étudiés.

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo	Yapo framiré
1 apport par les pluies, kg/ha/an	16				
2 immobilisation dans la biomasse, kg/ha	1200		730	1900	1030
3 immobilisation annuelle. kg/ha/an	11	8	17	23	41
4 apport au sol par la litiè- re, kg/ha/an	61	85	65	105	120
5 lessivé sur la végétation, kg/ha/an	23	31	25	19	24
6 absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	95	124	107	147	185
7 Ca échangeable, 0-50 cm kg/ha/an	100	200	20	215	190
8 Circulation dans le sol, 0-40 cm, Lysim./Pluviom.	2,0	3,6	=	2,6	-
9 teneurs des cours d'eau, mg/l	1,6		=	1,8	-

Tableau 36 - Le magnésium dans les sites étudiés.

	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo	Yapo framiré
1 apport par les pluies, kg/ha/an	7				
2 immobilisation dans la biomasse, kg/ha	530		180	180	75
3 immobilisation annuelle, kg/ha/an	5	3	4	2	2
4 apport par la litière, kg/ha/an	51	36	35	23	26
5 lessivé sur la végétation, kg/ha/an	34	41	14	16	6
6 absorption (total 3+4+5), kg/ha/an	90	80	53	41	34
7 Mg échangeable, 0 - 50 cm, kg/ha	80	110	80	95	150
8 circulation dans le sol, 0-40 cm, Lysim./Pluviom.	1,0	1,5		2,1	
9 Teneurs des cours d'eau, mg/l	1,0			0,9	

Ces tableaux nous permettront, au chapitre suivant, de comparer les sites étudiés, mais il est possible de faire maintenant quelques observations générales.

Le cycle de l'azote est caractérisé par l'importance du stock du sol comparé à la minéralomasse et aux flux, même si l'on ne considère que les réserves du sol superficiel (0-10 cm) qui participent le plus activement au recyclage. Par ailleurs le tableau 37 montre l'existence en forêt d'un certain équilibre entre l'apport d'azote organique et la minéralisation, au contraire des plantations. On observe en effet une bonne correspondance entre la quantité d'azote apportée

au sol par la litière et la minéralisation annuelle. L'azote organique apporté par les pluies est vraisemblablement en partie sous forme d'acides aminés utilisables par les microorganismes et la végétation ; d'autre part il peut percoler facilement et être minéralisé au-dessous de 10 cm ; ainsi peut s'expliquer l'excédent apparent de l'apport au Banco. A Yapó la totalité de la minéralisation semble se faire dans les 10 premiers cm.

Tableau 37 - Bilan annuel de l' azote dans le sol.(1)

source d'N organique	Banco plateau	Banco talweg	Banco framiré	Yapo forêt	Yapo framiré
litière seule (2)	165	153	154	111	112
litière + N des eaux d'égouttement	221	209	185	124	138
minéralisation litière + sol 0-10 cm	175	168	360	128	160

Ce bilan global ne rend pas compte d'éventuels gains par fixation s'ils sont compensés par des pertes. Si pour J. d'HOORE la fixation d'azote en forêt tropicale est faible, D.J. GREENLAND (1958) estime d'après les conditions du sol que les forêts tropicales sont caractérisées par un taux de fixation d'azote et un taux de dénitrification particulièrement élevés, mais ce n'est qu'une hypothèse. J. BALANDREAU et al. (1973) ont effectué une mesure de la fixation d'azote in situ en forêt du Banco, où ce phénomène s'est montré de peu d'importance ; mais un plus grand nombre de mesures serait nécessaire pour pouvoir conclure. J. EDMISTEN (1970) estime à 100 kg/ha/an la fixation d' azote en forêt de Porto Rico, dont la plus grande partie serait fixée au niveau de la phyllosphère.

- (1) Rappelons que le bilan du tableau 37 exclut les racines qui peuvent représenter un apport de quelques 10-15 kg/ha/an. Elles sont exclues en partie du calcul de la minéralisation in situ car la méthode consistait à mettre dans des boîtes du sol dont les racines avaient été enlevées.
- (2) En excluant l'azote minéral calculé d'après la teneur de la litière de feuille fraîchement tombée.

Le phosphore est présent dans le sol en quantités extrêmement variables d'un site à l'autre. Son cycle biogéochimique est presque "fermé" : l'apport par les précipitations est négligeable, l'entraînement par les eaux est presque nul. Des expériences faites avec du phosphore radioactif par R.A. LUSE (1970) en forêt tropicale à Porto Rico montrent que le système racinaire de l'horizon supérieur du sol est remarquablement efficace pour absorber le phosphore minéralisé lors de la décomposition de la litière. D'autre part nous avons vu que dans ces sols pauvres en phosphore la compétition entre végétation et microflore, qui se traduit par une absence de minéralisation nette, empêche toute perte de cet élément hors de l'écosystème.

Le cycle du potassium se caractérise par des flux quantitativement plus importants que les réserves du sol, qui représentent une faible partie des quantités mises en jeu dans le cycle. D'autre part sans être aussi fermé que le cycle du phosphore, celui du potassium montre peu d'échanges avec l'extérieur malgré la mobilité de cet élément. Le système racinaire montre une grande efficacité dans l'absorption de cet élément et P. MATHIEU (1972) arrive aux mêmes conclusions en étudiant les eaux d'un bassin versant en forêt semi-décidue ivoirienne.

Les cycles du calcium et du magnésium sont plus ouverts, et particulièrement dans le cas du calcium les entrées et sorties sont relativement élevées. Notons que les quantités de magnésium dans la végétation (minéralo-masse, litière) semblent, indépendamment du sol, être inversement proportionnelles aux quantités de calcium (quelles que puissent être les causes de variations de celles-ci).

B. Les variations saisonnières des flux

Les apports de minéraux par la litière au cours de l'année peuvent être figurés par une courbe qui suit de près la courbe de l'apport de litière. Cependant l'apport réel d'éléments disponibles pour la végétation n'a lieu que lorsqu'ils sont libérés de la matière organique. En suivant la composition chimique de la litière au cours de sa disparition in situ (F. BERNHARD-REVERSAT 1972), on a pu observer que 70 à 80 % du potassium étaient libérés en 2 semaines et 80 à 90 % en 4 semaines. Le magnésium et le phosphore disparaissent plus vite que la matière organique, mais la disparition du calcium

est parallèle à celle-ci. La rapidité du départ du potassium lors de la décomposition ou du lessivage des litières a été observée par de nombreux auteurs, aussi bien en région tempérée (N. NYVISK 1959, N.P. REMEZOV 1961, M. RAPP 1971, G. LEMEE et N. BICHAUT 1973) que dans les forêts tropicales (W.V. BARTHOLOMEW et al. 1953, P.M. ATTIWILL 1968, J. BOYER 1973), mais l'ordre des autres éléments est différent selon les cas.

Les apports d'éléments minéraux par les eaux d'égouttement ne suivent qu'approximativement la répartition des pluies ; les premières grandes pluies de mars à mai sont relativement plus efficaces que celles de la grande saison des pluies (juin) et celles de juillet et août le sont moins, ceci étant particulièrement net pour l'azote, le potassium et le magnésium (figure 13), le calcium suivant de plus près la pluviosité.

Ainsi l'on observe deux comportements extrêmes du point de vue de la lixiviation, l'existence de drainage important vers les horizons profonds ayant été observée en juin et juillet (HUTTEL 1972). Le potassium apporté principalement en saison sèche par la litière en est libéré dans les 4 semaines suivantes, donc avant la période de drainage ; une grande partie du potassium pluviolessivé l'est également avant cette période ; on a donc pour cet élément des risques de pertes par lixiviation réduits. A l'opposé, le calcium est libéré de la litière à la destruction de celle-ci, donc principalement en saison des pluies, et la plus grande partie du calcium pluviolessivé l'est en juin et juillet ; les risques de pertes par lixiviation sont donc maximums. Entre ces deux extrêmes les autres éléments ont un comportement moyen.

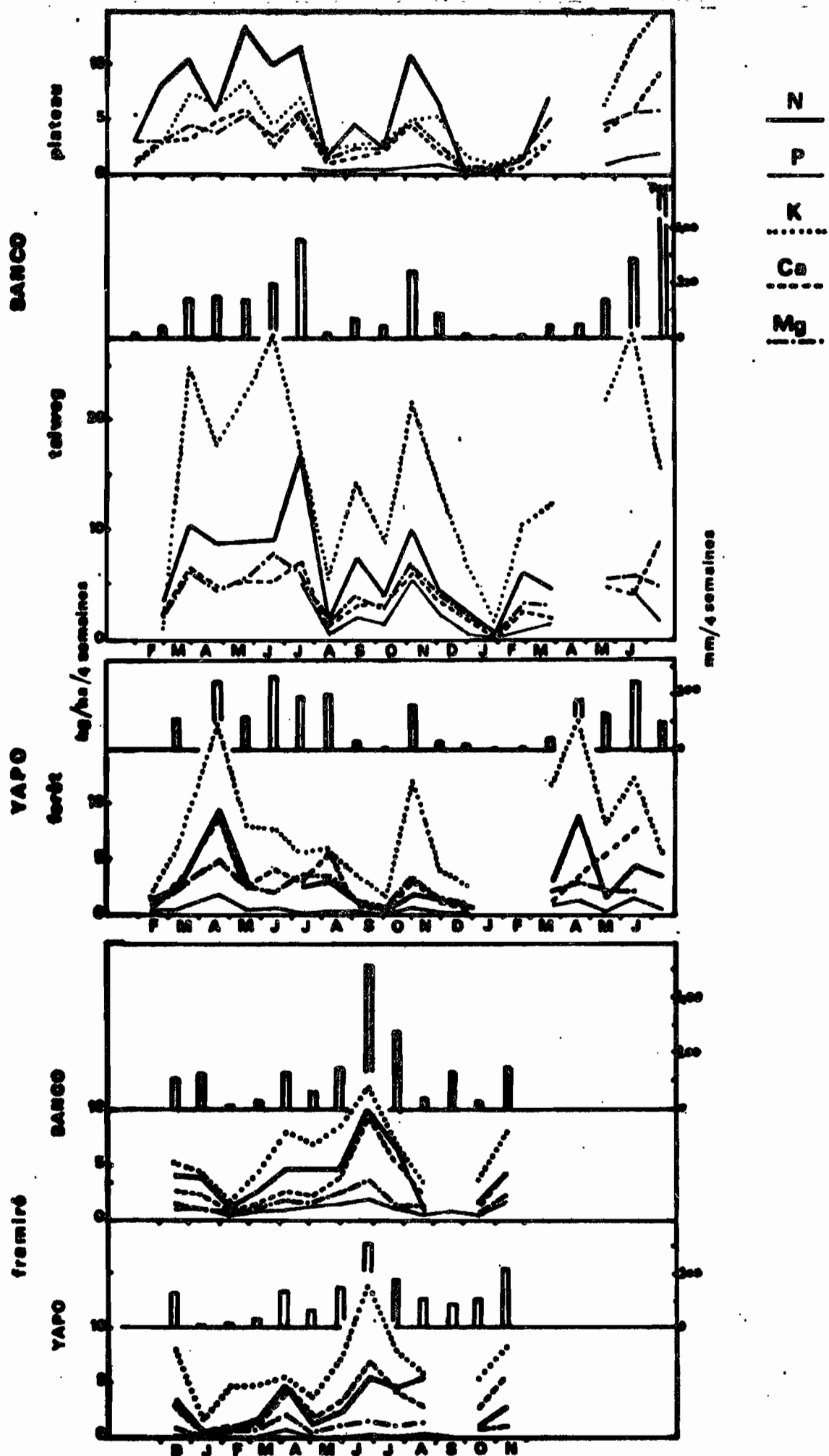


Fig. 13 Apport au sol d'éléments minéraux par les eaux d'égouttement au cours de l'année (Histogrammes et échelle de droite : précipitations)

CHAPITRE III

INFLUENCE DES CONDITIONS STATIONNELLES SUR LA DYNAMIQUE DE LA MATIERE ORGANIQUE ET DES ELEMENTS MINERAUX MAJEURS

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, les 5 stations étudiées, bien qu'étant sous un même climat et dans une même zone de végétation, montrent de grandes différences dans la répartition et la circulation des éléments minéraux. Parmi les causes initiales de cette hétérogénéité trois facteurs importants peuvent être considérés : la topographie (plateau ou talweg au Banco), la roche-mère sur laquelle sont établis les sols (sables tertiaires ou schistes birrimiens) et la nature du peuplement végétale (forêt naturelle ou plantation forestière). A partir de ces conditions, l'ensemble des phénomènes qui s'enchaînent pour aboutir aux différences observées dans les tableaux 23 à 27 est loin d'être établi. Nous essaierons toutefois dans ce chapitre de mettre en évidence quelques faits pouvant aider à leur compréhension.

I. INFLUENCE DE LA TOPOGRAPHIE

A partir d'une même roche-mère on trouve des sols différenciés par l'action du relief : le sol du talweg est un sol colluvial dont la granulométrie est différente de celle du plateau (Ch. HUTTEL, 1972) ; d'autre part les eaux de ruissellement et de drainage latéral transportent des éléments minéraux le long des versants.

A. Le transport des cations.

Nous avons vu que le potassium est bien retenu par l'écosystème, et les eaux de ruissellement et de drainage, selon P. MATTHIEU (1972),

n'en déplacent que peu. Cependant le potassium ainsi déplacé peut être fixé par les argiles du talweg qui conservent une certaine capacité de fixation malgré leur état dégradé dans les sols ferrallitiques. Ceci se traduit par une teneur plus élevée du solen potassium total aussi bien qu'en potassium échangeable dans le talweg. Le flux y est d'autant plus important dans la végétation que la capacité d'échange du sol plus faible que sur le plateau permet, par l'effet des réactions d'échange, une plus grande disponibilité du potassium pour la végétation (R. BLANCHET, 1969).

Le calcium est facilement entraîné par les eaux et enrichit ainsi le sol du talweg, permettant une absorption plus importante par la végétation. Le magnésium est aussi, dans une moindre mesure, transporté par les eaux, mais si le sol du talweg est plus riche en magnésium échangeable que le sol du plateau, cela n'influe cependant pas sur le cycle biogéochimique.

L'enrichissement en cations du sol du talweg a pour conséquence un pH plus élevé dans cette station. La différence (de 3,61 à 4,33) est très significative (risque 1 %) et semble jouer, avec la teneur en cations, un rôle important dans le cycle de la matière organique.

B. Le cycle de la matière organique

1) Décomposition de la litière de feuilles

a) Coefficient de décomposition

La mesure de la quantité moyenne de litière sur le sol permet de calculer un coefficient annuel de décomposition, établi par H. JENNY et al. (1949) et appliqué aux forêts tropicales par P.H. NYE (1961) et J.S. OLSON (1963), dérivé de l'équation :

$$dL = (A - kL)dt = 0$$

où A = apport de litière

L = litière sur le sol

Bien que dérivant d'une équation théorique ce coefficient permet en première approximation une estimation de la vitesse de décomposition. Au Banco on obtient $k = 3,3$ sur le plateau et $k = 4,2$ dans le talweg pour les

valeurs moyennes annuelles.

A partir de la courbe de la quantité de litière sur le sol au cours de l'année on peut calculer la valeur mensuelle du coefficient de décomposition k' ; dL n'est pas nul et l'on peut écrire :

$$k' = \frac{A - \frac{dL}{dt}}{L}$$

Cette équation peut être résolue par deux approximations simples : on prend pour valeur de la dérivée dL/dt la pente du segment de droite joignant 2 points sur la courbe, soit $(L_1 - L_0)/1$; on estime la valeur mensuelle de L par la moyenne $(L_0 + L_1)/2$; on a donc :

$$k' = \frac{A - (L_1 - L_0)}{(L_1 + L_0)/2}$$

La figure 14 montre les variations saisonnières du coefficient k' . Au Banco durant l'année 1967 le coefficient augmente fortement pendant la grande saison des pluies dans la station de talweg, et peu dépendant de ce facteur dans la station de plateau. En 1968 dans les deux stations on observe une influence de la saison des pluies, plus marquée cependant dans le tamweg. En dehors de la saison des pluies, k' semble lié à l'apport de litière fraîche et augmente au moment de la reprise de la chute des feuilles (BERNHARD, 1970).

Cependant si ce coefficient permet d'exprimer les tendances des variations de la vitesse de décomposition, il reste peu précis. En effet les mesures de l'accumulation de la litière sur le sol, faites par dix prélèvements sur 1 m^2 de la litière de feuilles, montrent une grande variabilité, l'intervalle de confiance des moyennes mensuelles allant de ± 15 à 40% (au risque de 5%). D'autre part si l'on trace la courbe théorique d'après l'équation $X/X_0 = e^{-kt}$ qui représente la vitesse de décomposition en l'absence d'apport (J.S. OLSON, 1963) et est une autre expression de l'équation $dL = (A - kL)dt$ si $A = 0$, on obtient une courbe assez différente de ce que l'on observe sur le terrain par la méthode décrite ci-dessous (fig. 15).

b) Mesure de la perte de poids de la litière

La vitesse de disparition de la litière a été étudiée à partir de feuilles vertes fraîchement tombées sur le sol. Celles-ci, récoltées dans chaque station, ont été rapportées au laboratoire, séchées à l'air, et éventuellement conservées dans cet état. Des lots de poids égaux, 15 à 25 g selon les cas, ont été par la suite disposés sur un grillage en plastique (maille 1-2 mm) posé sur le sol de la forêt. L'ensemble a été recouvert d'un autre grillage (maille 1 cm). La réhumidification de la litière se fait en un ou deux jours grâce à l'humidité atmosphérique élevée. Au cours de la décomposition 4 à 10 lots sont récoltés dans chaque station, séchés à 70° et pesés.

1° Litière mélangée

Plusieurs séries de lots ont été mises en place selon cette méthode en utilisant de la litière récoltée sans distinguer les espèces. Ces séries sont échelonnées sur 4 années à diverses saisons. Les résultats ont été réunis sur un même graphique (fig. 16).

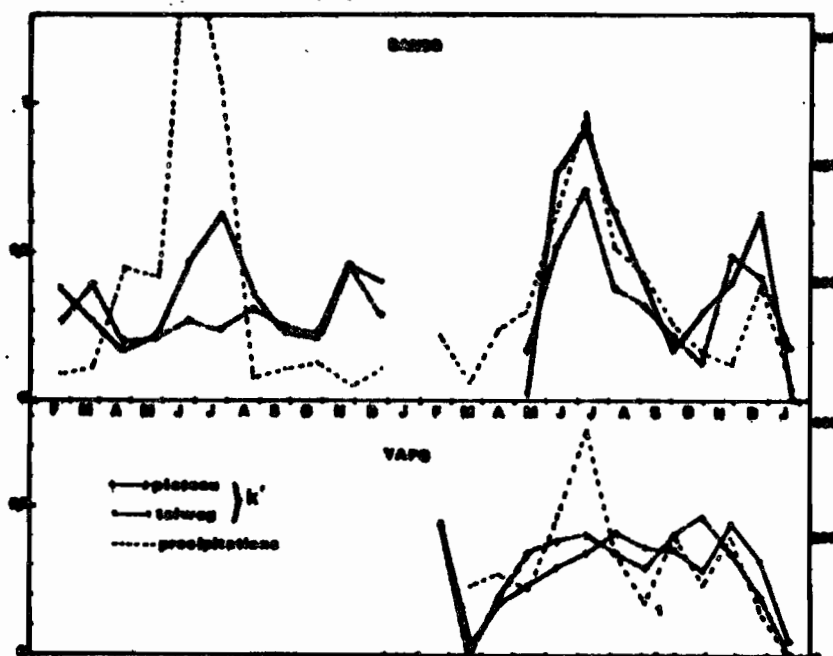


Fig. I4 Variations du coefficient mensuel de décomposition k' , et des précipitations en 1967 et 1968 en forêts du Banco et de Yapo

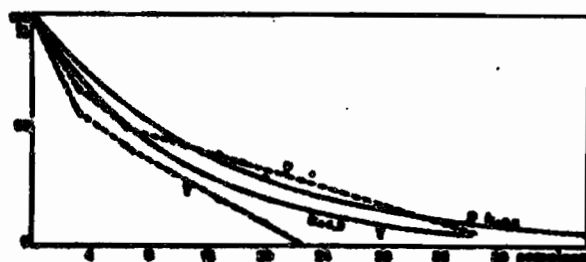


Fig. I5 Perte de poids de la litière en forêt du Banco (Poids restant en pourcentage du poids initial)

- Trait plein: courbes théoriques calculées d'après l'équation $X/X_0 = e^{-kt}$
- Trait pointillé: courbes moyennes expérimentales
- P : plateau , T : talweg

Sur le graphique concernant la litière du plateau on constate une faible dispersion des points : la saison a peu d'influence sur la vitesse de décomposition. D'après la courbe moyenne la perte de poids est rapide pendant les 8 premières semaines, mais sa vitesse diminue progressivement. Après 8 semaines on observe une phase linéaire qui dure au moins jusqu'à 20 ou 24 semaines. On peut estimer, si la vitesse de disparition reste constante par la suite, que la litière est décomposée en 40 semaines environ, soit un peu plus de 9 mois, dans les conditions de l'expérience.

Le dispersion des points est plus grande sur le graphique concernant le talweg (fig. 16) où la vitesse de disparition varie selon la période de l'année. Les séries montrant la décomposition la plus rapide correspondent à une mise en place en saison pluvieuse (fin mai et octobre). Les séries montrant une décomposition relativement lente correspondent à des essais mis en place en période sèche (février et mars). Cette relation est moins évidente pour les courbes intermédiaires qui représentent diverses saisons. La courbe moyenne est du même type que celle du plateau, avec cependant une différence très nette : la disparition est totale après 20 et 24 semaines seulement (soit 4,5 à 5,5 mois).

On a tenté de calculer la quantité de litière décomposée au cours de l'année en appliquant à la chute de litière les courbes de perte de poids observées (1). Pour le plateau on a considéré que la courbe de perte de poids était la même quelle que soit la saison ; pour le talweg on a utilisé 6 courbes réalisées à des périodes différentes et appliqué chacune à 2 ou 3 mois de chute de litière. En considérant que ces courbes sont valables pour toutes les années on suppose que les résultats s'appliquent à une année "moyenne" au point de vue climatique. La comparaison de l'accumulation sur le sol calculée par cette méthode avec l'accumulation mesurée montre que le dispositif expérimental utilisé pour la mesure de la perte de poids accélérerait celle-ci. Néanmoins les résultats obtenus (figure 17) montrent le contraste entre les deux stations et l'importance de ce phénomène pour l'économie des éléments minéraux ; la station de talweg est plus favorable à la lixiviation des éléments minéraux en saison des pluies quela station de plateau.

(1) Le modèle mathématique permettant de résoudre ce problème est schématisé dans l'annexe III. Il a été élaboré et programmé pour ordinateur par P. BERNHARD (Centre d'Automatique du Service des Mines) à qui nous exprimons ici notre reconnaissance.

Notons que cette méthode pourrait être appliquée aux éléments minéraux séparément si l'on disposait pour chaque série de décomposition d'analyses minérales de la litière.

2^e Litière monospécifique

On a étudié séparément les litières de trois espèces parmi les plus abondantes en forêt du Banco : Turraeanthus africana, Dacryodes klaineana et Coula edulis ⁽¹⁾. Un certain nombre de lots ont été déplacés de leur station d'origine et mis dans l'autre station. Les résultats donnés au tableau 38 montrent que la disparition de la litière est plus rapide dans le talweg quelle que soit la station d'origine, qui pourtant détermine la teneur en minéraux des feuilles. L'influence de l'activité biologique du sol est ainsi mise en évidence, les conditions microclimatiques n'étant pas différentes dans deux emplacements distants de 400 m.

Tableau 38 - Poids de litière restant après 6 semaines de décomposition, exprimé en pourcentage du poids initial.

Espèce	Turraeanthus		Dacryodes		Coula	
	plateau	talweg	plateau	talweg	plateau	talweg
Mise en place :	(64	(62	(68	(76	(58	(34
(Plateau	(67	(70	(79	(71	(51	(58
((72	(63	(73	(75	(40	(72
((69	(71	(56	(75	(33	(71
moyennes	68	64	69	74	42	59
(59	38		52	0	0
(Talweg	34	39		26	0	0
(48	46		43	0	0
(-	34		-	0	0
moyennes	47	39		43	0	0

(1) Elles représentent respectivement 9 %, 14 % et 5 % des arbres de circonférence supérieure à 40 cm.

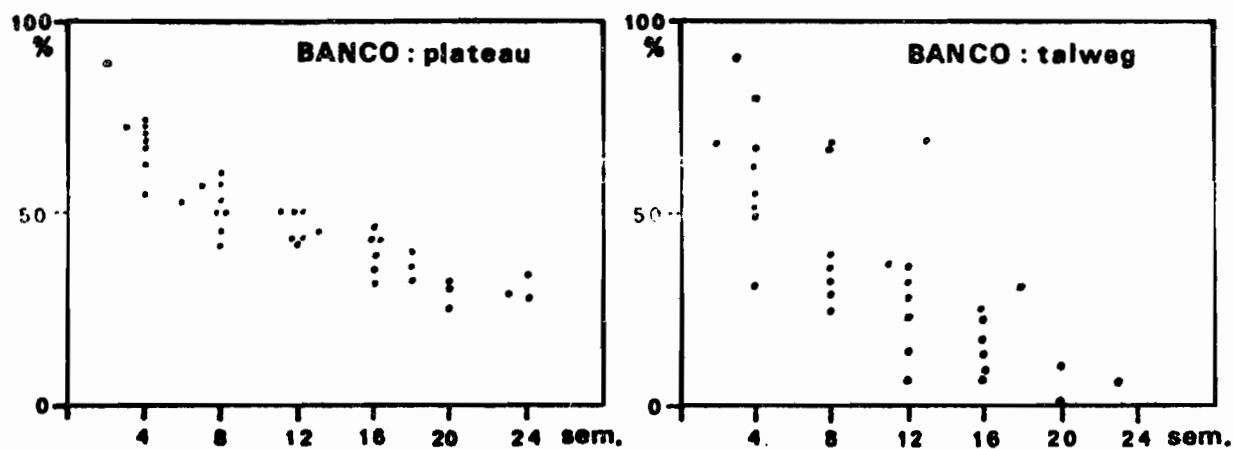


Fig. 16 Variations du poids de la litière de feuilles au cours de la décomposition (Ordonnées: poids en % du poids initial; abscisses: temps en semaines. Représentation de plusieurs essais à différentes périodes)

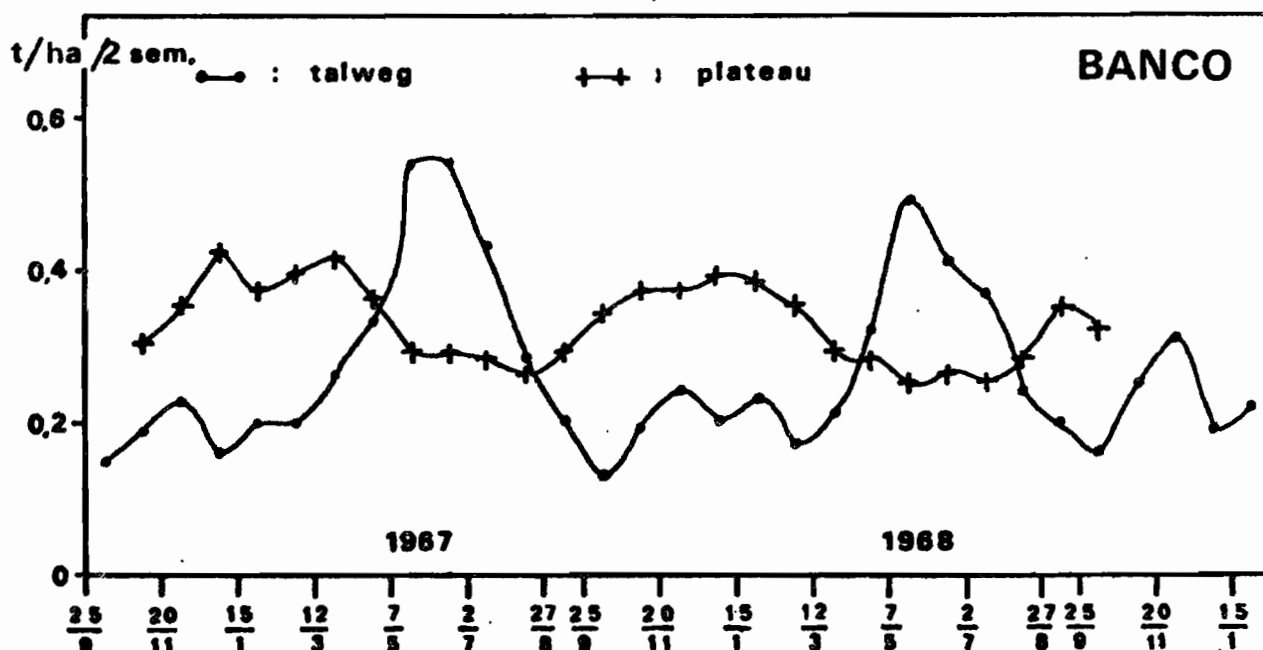
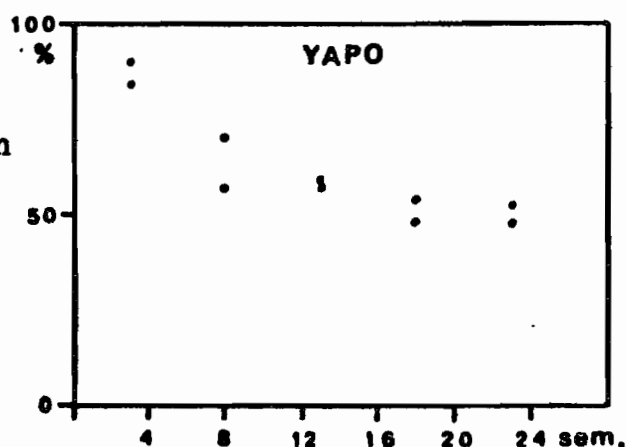


Fig. 17 Variations de la vitesse de disparition de la litière de feuilles au cours de l'année (Cf.: calculs en annexe IV)

3^a Expression de la vitesse de décomposition

On a déjà montré les défauts inhérents au calcul d'un coefficient de décomposition. Cependant la mesure de la perte de poids in situ n'est pas entièrement satisfaisante : les conditions expérimentales suppriment l'effet de la litière fraîche qui devrait s'ajouter à l'ancienne, et d'autre part diminuent le contact entre le sol et la litière étudiée.

La difficulté d'une mesure correcte de la vitesse de décomposition de la litière est bien reflétée par la diversité des méthodes et surtout des modes d'expression utilisés par les auteurs, comme le montre le tableau 39 où nous avons réuni quelques résultats concernant des forêts tropicales. La comparaison entre forêts est plus facile avec les estimations utilisant le coefficient k, les deux stations de la forêt du Banco figurant parmi les valeurs élevées. Les valeurs obtenues avec les mesures de perte de poids sont beaucoup plus dispersées, ce qui rend difficile la comparaison entre les résultats de différents auteurs. Par contre cette dernière méthode est plus précise, lorsque l'on opère toujours de la même façon, pour comparer plusieurs stations dans un même travail.

2) L'activité microbiologique in vitro

L'estimation de l'activité globale des microorganismes du sol est un problème complexe qui a suscité des solutions variées mais bien souvent critiquables. La technique de numération bactériologique d'abord utilisée a été ensuite souvent abandonnée pour des mesures biochimiques au laboratoire et en particulier la mesure du dégagement de CO₂ ; cette valeur traduit la teneur du sol en carbone facilement utilisable qui a été longtemps considérée comme étroitement liée à l'activité microbiologique globale, relation actuellement contestée. Enfin la mesure du dégagement de CO₂ in situ a été souvent effectuée (en forêt tropicale par E. MEDINA 1969, H. WANNER 1970, L.M. COUTINHO et al. 1971) mais introduit également des erreurs en particulier à cause de la respiration des racines.

auteurs ⁽¹⁾	methodes ⁽²⁾	mode d'expression ⁽²⁾	$R = \frac{A}{L}$ ⁽²⁾	$R = \frac{A}{L+A}$ ⁽²⁾	temps de disparition de 95% calculé ⁽³⁾	temps de disparition totale	taux de disparition instantané mg/g/jour
présent travail: Banco	- perte de poids in situ. - mesure de A et L	- temps de disparition - calcul de $R = A/L$	pl.: <u>3,3</u> ta.: <u>4,2</u>		<u>11 mois</u> <u>8,5 mois</u>	<u>9 mois</u> <u>5 mois</u>	<u>7,1</u> <u>13,1</u>
JENNY et al. 1949	- mesure de A et L	calcul de $R = \frac{A}{A+L}$	1,58	<u>0,628</u>	<u>3 ans</u> <u>2 ans</u> ⁽⁴⁾		
BARTHOLOMEW et al. 1953	- perte de poids in situ	temps de disparition: en <u>8 mois</u> : 57%					3,3
LAUDELOUT et al. 1954	- mesure de A et L	calcul de $R = \frac{A}{L+A}$	3,1	<u>0,76</u>	<u>2 ans</u> <u>1 an</u> ⁽⁴⁾		
NYE 1961	- mesure de A et L	calcul de $R = A/L$	<u>4,65</u>		<u>7,7 mois</u>		
CRUZ, 1964	- perte de poids in situ	temps de disparition en <u>35 jours</u> : 50%					16,9
HOPKINS 1966	- mesure de A et L	calcul du temps de disparition = $1/R$ où $R = A/L$	2,5		14 mois	<u>4,8 mois</u>	
MADGE 1965	mesure de A et L	calcul de $R = A/L$	<u>2,2</u>		17 mois		
MADGE 1969	- perte de poids de disques de feuilles in situ.	temps de disparition				<u>2 à 7 mois</u>	10,5 à 32,8
WIEGERT 1970	- perte de poids in situ. - mesures de A et L	taux de disparition instantané observé.	0,94		3 ans		1,42

Souligné : valeurs données par les auteurs, les autres étant calculées d'après leur données.

(1) voir le lieu et le type de forêt aux tableaux 15 et 50. (JENNY et al, 1949: Colombie, rain forest.)

(2) A: chute annuelle de litière, L: litière accumulée sur le sol moyenne annuelle.

(3) d'après l'équation: $X/\lambda_c = R/L$ (LISON, 1963)

(4) calculé avec $R = A/L$

Tableau 13 Estimation de la vitesse de décomposition de la litière dans quelques forêts tropicales

Les quelques mesures que nous avons faites au laboratoire montrent la difficulté d'interpréter les résultats obtenus in vitro. Des litières en décomposition in situ ont permis de mesurer, sur des prélèvements faits à différents stades de dégradation, le dégagement de CO_2 et l'activité phosphatasique au laboratoire. La première de ces mesures (fig. 18) montre une identité des réserves en carbone facilement dégradable dans les litières du plateau et du talweg entre 4 et 20 semaines, alors que leur vitesse de disparition est différente. La mesure de l'activité phosphatasique (fig. 19) montre des résultats faibles avec la litière du talweg et plus élevés avec celle du plateau, résultats difficiles à interpréter (dégradation rapide de cet enzyme dans le talweg ?) mais indiquant que les processus microbiologiques sont différents. Notons également que les extraits aqueux de la litière du plateau sont toujours chargés en composés donnant une forte coloration brune (composés généralement considérés comme des produits humiques ou préhumiques) qui ne se trouvent pas dans la litière du talweg ; ceci concorde avec la présence d'un horizon humifère sur le plateau et son absence dans le talweg.

Des mesures du dégagement de CO_2 et de l'activité phosphatase ont également été faites sur le sol superficiel (0-10 cm) en laboratoire. Dans les deux cas on obtient des valeurs plus élevées sur le plateau en fonction du poids de sol, mais exprimées par rapport au carbone du sol elles sont plus élevées dans le talweg (tableau 40). Des différences dans le même sens ont été observées par A. PERRAUD (1971 b) qui après conservation à sec des échantillons a mesuré un certain nombre de caractéristiques biologiques.

Tableau 40 - Activité phosphatasique du sol superficiel au Banco, en $\mu\text{g P}$ libéré/heure.

	PLATEAU	TALWEG
par g sol sec	34,7 28,4	20,1 20,7
par g C	970	1540

On distingue dans les processus d'humification, deux voies possibles d'oxydation des phénols dans le sol aboutissant dans un cas à la dégradation complète, dans l'autre cas à une condensation oxydative des phénols en polyphénols avec formation de substances colorées. Ces polyphénols sont alors capables de former des complexes du type tannins-protéines ou tannins-cellulose qui constituent une protection de la matière organique vis-à-vis de la décomposition (COULSON et al. 1960, DOMMERGUES 1971). Celle-ci est alors ralentie ainsi que la minéralisation de l'azote, et c'est ce que l'on observe au Banco sur le plateau. Les facteurs du sol qui favorisent l'un ou l'autre cas sont mal connus ; les recherches de COULSON et al. (1960) montrent que le pH et la teneur en bases interviennent.

D'autre part on a pu observer en déplaçant les litières d'une station à l'autre l'influence de la nature et de l'origine de la litière sur la formation de produits humiques, influence qui pourrait être liée à la teneur en polyphénols des feuilles arrivant au sol. Cependant on retrouve là encore l'influence du sol, la teneur des plantes en polyphénols dépendant des conditions du milieu (MANGENOT, 1966). COULSON et al. (1960) ont observé que les feuilles de hêtres poussés sur sols pauvres en bases (mor) étaient plus riches en polyphénols que les feuilles de hêtres poussés sur sols riches en bases (mull).

Le pH et la teneur en bases peuvent donc intervenir par cette voie sur les processus de dégradation de la matière organique. Des prélèvements de sols faits à divers emplacements de la forêt du Banco montrent la relation négative classique entre le pH et la teneur en matière organique (figure 20).

3) L'activité de la faune du sol

On n'a pas mis en évidence de différence dans la densité des microarthropodes, si elle est rapportée à la matière organique, entre les deux sites (BERNHARD-REVERSAT, 1975) et il en est de même de l'activité des termites, estimée par la densité de termitières épigées (cf. ci-dessous, paragraphe II, B 2).

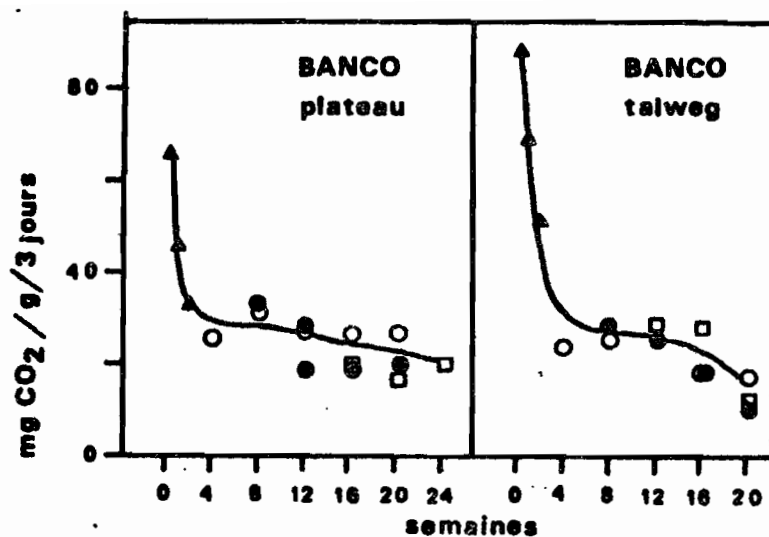


Fig. 18 Activité microbienne mesurée in vitro dans la litière de feuilles au cours de sa décomposition in situ , exprimée par le dégagement de CO₂ (Les différents signes correspondent aux différents essais)

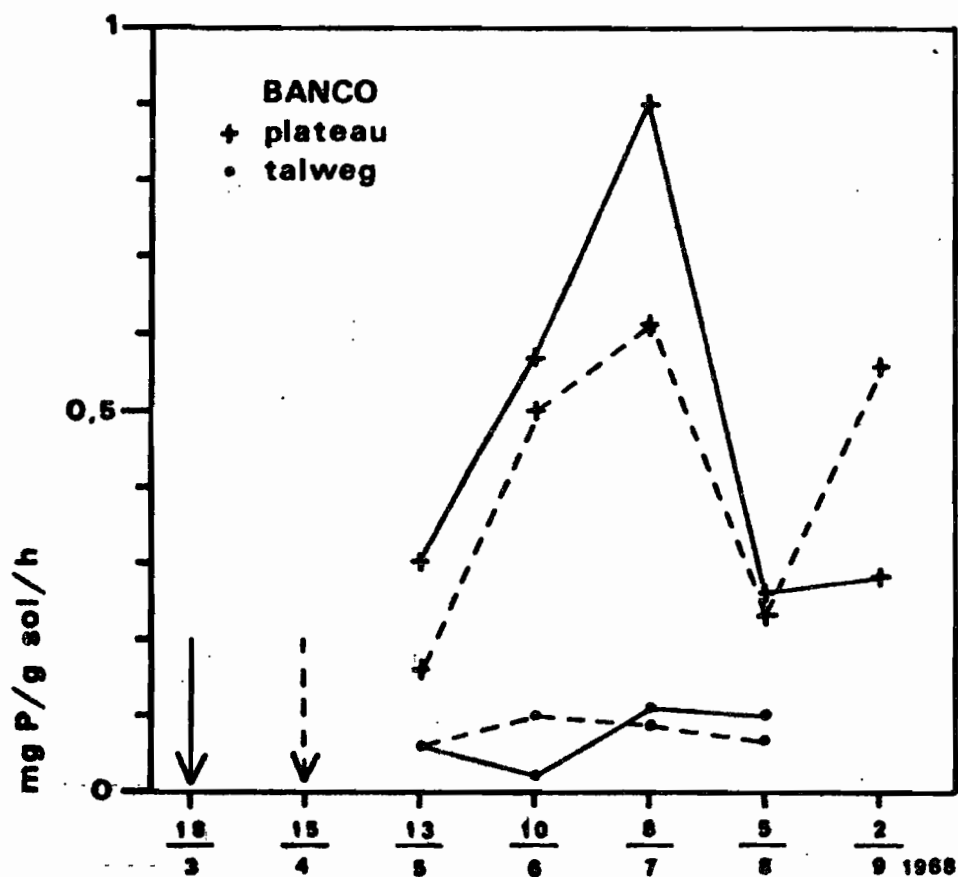


Fig. 19 Variations de l'activité phosphatasique dans la litière de feuilles en cours de décomposition in situ .(Les flèches indiquent la date de mise en place des feuilles sur le terrain)

Par contre une différence dans l'activité des vers de terre est évidente : le sol de la station de talweg est couvert localement d'un tapis de turricules cylindriques de 10 à 20 cm de haut et 1 à 3 cm de diamètre.⁽¹⁾ On a évalué leur masse à 26 t/ha en décembre, alors qu'ils sont très rares sur le plateau. D'après les travaux de D.S. MADGE (1969) une espèce formant des turricules semblables au *Nigeria* est très sensible au pH in vitro et ne supporte pas un pH inférieur à 4. Mais nous manquons d'informations pour affirmer que ce facteur est responsable de la répartition des vers au Banco.

La terre formant des turricules a montré une plus grande richesse en argile et en matière organique ainsi qu'une plus grande capacité d'échange que le sol superficiel. De tels résultats ont été obtenus par P.H. NYE (1955) en forêt secondaire au Ghana, par J.A.R. BATES (1960) et D.S. MADGE (1965) en forêt au Nigeria et par TRAN-VINH-AN (1973) sur pelouses au Nigeria. La terre des turricules présente également une capacité de minéralisation de l'azote plus élevée que le sol, comme le montre l'activité uréasique⁽²⁾ qui, exprimée en $\mu\text{g N/g sol/h}$, est de 13,2 dans le sol superficiel et de 17,7 dans les turricules (la différence est significative au risque de 1 %). Ceci a été confirmé par des incubations en étuve, dont les résultats sont donnés au tableau 41. Ce tableau montre que l'azote minéral formé a tendance à s'accumuler ; en effet la densité apparente remarquablement élevée des turricules ($2,2 \pm 0,1$ contre 1,3 dans le sol superficiel, 1,5 vers 1 m de profondeur) empêche la pénétration des racines et diminue le lessivage par les pluies. Cependant au moment de leur destruction ces turricules contribuent à élever le taux de minéralisation du sol du talweg par rapport à celui du plateau. L'action favorable des vers de terre sur la nitrification est bien connue en régions tempérées (BACHELIER, 1971).

Tableau 41 - Minéralisation de l'azote dans la terre des turricules et le sol superficiel (Banco, talweg), en $\mu\text{g N/g sol sec}$.

	Turricules		sol, 0-10 cm	
	N-NO ₃	N-NO ₃ + N-NH ₄	N-NO ₃	N-NO ₃ + N-NH ₄
Teneur initiale	27	39	5	10
Gain par 2 semaines	26	23	13	14

(2) La méthode utilisée sera décrite plus loin.

(1) Il s'agit vraisemblablement du genre *Hypéridilus*, très répandu en Afrique de l'ouest.

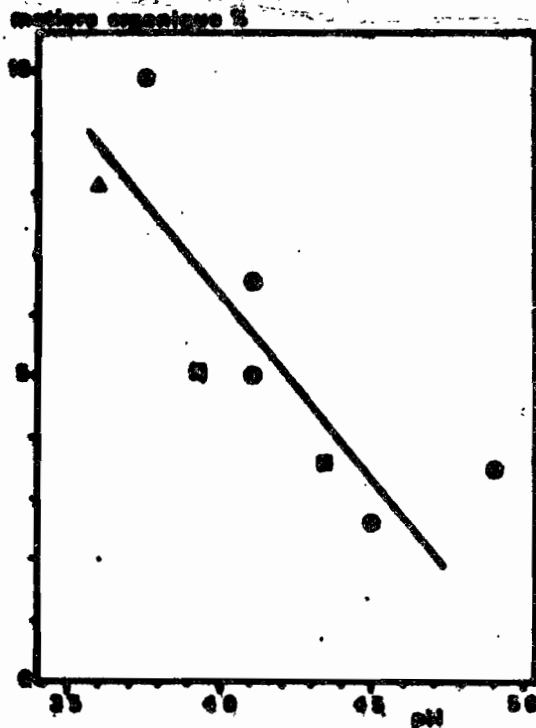


Fig. 20 Relation entre le pH et la teneur en matière organique dans l'horizon superficiel du sol (0-10 cm) en forêt du Banco.

- ▲ : plateau
- : talweg
- : plantation de framiré
- : autres emplacements en forêt naturelle

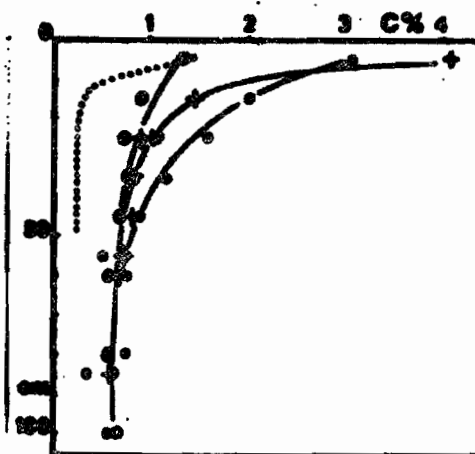


Fig. 21 Répartition verticale du carbone organique du sol de forêt (Plusieurs séries de mesures sont représentées)

- : Banco plateau
- : Banco talweg
- ⊕ : Yapo (Terre fine)
- : Yapo (Terre totale)

4 La matière organique du sol

Des dosages de carbone dans le sol superficiel (0-10 cm) faits toutes les 4 semaines pendant plus de 2 ans donnent une teneur moyenne de 3,25 % \pm 0,4 sur le plateau et 1,32 % \pm 0,2 dans le talweg. J.A.R. BATES (1960) trouve une teneur de 3,95 % dans une forêt du Nigeria, W.A. WILLIAMS et al. (1972) en Amazonie trouvent 2,09 % entre 0 et 15 cm, R. DAUBENMIRE (1972) donne la valeur de 3,50 % entre 0 et 10 cm en forêt semi-décidue de Costa-Rica, et K.P. SINGH (1968) celles de 2,92 % à 5 cm en forêt sempervirente et 3,35 en forêt semi-décidue. On constate une certaine homogénéité dans ces données parmi lesquelles celles du talweg du Banco et une exception pour leur faible valeur.

La teneur en matière organique des deux stations, mesurée par la perte au feu donne les mêmes résultats (Tableau 42).

Tableau 42 - Teneur en matière organique du sol du Banco
(octobre-novembre) en % du sol sec avec l'intervalle
de confiance au risque de 5 %.

Profondeur cm	nombre de mesures	plateau	talweg
0 - 3	20	16 \pm 4	4,2 \pm 0,9
3 - 10	20	4,5 \pm 0,6	3,4 \pm 0,8
10 - 30	10	3,2 \pm 0,2	3,3 \pm 0,6
30 - 50	10	3,3 \pm 0,3	3,5 \pm 0,6

La différence de teneur en matière organique entre plateau et "bas de pente" au Banco a été observée également par A. PERRAUD (1971 b) pour lequel la topographie a aussi une influence sur le pourcentage d'humine, fraction fortement polymérisée et stable de la matière organique : ce pourcentage est plus élevé sur le plateau qu'en bas de pente où prédomine la fraction légère extractible par les alcalins.

C. Conclusions

La topographie du Banco a pour conséquence une redistribution des cations dans le sol, et corrélativement une répartition dans la végétation qui diffère en fonction du site. Ceci semble conduire, par des phénomènes complexes et qui restent à élucider, à une matière organique quantitativement et qualitativement différente sur les plateaux et les talwegs. La matière organique intervient directement sur le cycle de l'azote en déterminant la résistance à la dégradation des protéines, et sur le cycle du phosphore par l'intermédiaire de la compétition entre microorganismes et végétation pour l'utilisation du phosphore minéralisé. Enfin l'accumulation de matière organique sur et dans le sol ralentit les flux d'éléments minéraux. L'existence de variations stationnelles des cycles biogéochimiques dans une même forêt est ainsi mise en évidence.

II. INFLUENCE DES FACTEURS EDAPHIQUES LIES A LA ROCHE MERE

Nous avons vu que les 2 roches mères, sables tertiaires et schistes birrimiens, donnaient deux types de sols différant principalement par la granulométrie et la richesse en cations.

A. Le cycle des cations

Dans la station de forêt à Yapo, et plus généralement sur tous les plateaux dans cette région, le sol contient une forte quantité de graviers qui diminue celle de terre fine et d'éléments minéraux disponible pour la végétation. Ces graviers représentent dans notre station 65 % du poids de sol entre 0 et 10 cm, 75 à 80 % entre 10 et 50 cm, pourcentage qui ne diminue pas avant une profondeur de 100 ou 150 cm. Aussi malgré des teneurs en cations échangeables élevées dans la terre fine, les réserves, rapportées à la surface de sol, sont plus faibles ou de peu supérieures à celles du Banco.

Les réserves de calcium sont cependant suffisantes pour permettre une nutrition de la végétation en cet élément meilleure qu'au Banco, et en forêt comme en plantation les litières de Yapo sont plus riches en calcium. L'immobilisation dans le bois est particulièrement représentative de ces conditions et les stocks de calcium constitués par la biomasse ligneuse

diffèrent beaucoup plus entre les 2 forêts que les stocks constitués par le calcium échangeable du sol. Seule la teneur des eaux de pluviolessivage ne rend pas compte de cette différence qui intéresse vraisemblablement dans les plantes les formes fixées du calcium.

Cette forte absorption de calcium semble avoir pour conséquence en forêt comme sous plantation de framiré une faible absorption de magnésium qui pourrait être due à une compétition entre ces éléments au niveau des racines. En effet, malgré des réserves dans le sol plus élevées à Yapo qu'au Banco, les teneurs en magnésium de la litière et surtout du bois sont plus élevées au Banco, ce qui s'observe également en considérant les espèces séparément.

Il est possible que, dans une moindre mesure, une telle compétition existe entre le calcium et le potassium qui expliquerait qu'à Yapo, malgré des réserves en potassium échangeable un peu plus élevées qu'au plateau du Banco, l'immobilisation dans le bois reste inférieure. Ce phénomène pourrait rendre compte également de la plus grande mobilité du potassium à Yapo, traduite par une teneur des eaux de pluviolessivage élevée par rapport à la teneur des feuilles (estimée par celle de la litière). La plus forte teneur en potassium des eaux de cours d'eau à Yapo montre également que cet élément est moins bien retenu dans l'écosystème.

Enfin le complexe échangeable représentant environ 340 et 460 équivalent/ha au Banco (forêt) pour 190 équivalent/ha à Yapo, on peut attendre une rétention plus faible des éléments minéraux par le sol dans ce dernier cas (tableaux 29 et 31).

B. Le cycle de la matière organique

1. Décomposition de la litière

Peu de mesures ont été faites à Yapo à ce sujet. Cependant le calcul du coefficient annuel de décomposition ne montre qu'une différence assez faible entre la station de plateau au Banco ($k = 3,3$) et la station de forêt à Yapo ($k = 3,6$). Le coefficient mensuel de décomposition montre peu de relation avec la grande saison des pluies (fig. 14) et le comportement de la litière de cette station se rapproche de celui de la litière du plateau au Banco. Ceci est confirmé par les courbes de perte de poids de la litière in situ (fig. 16).

2. L'activité biologique

a) Activité de la faune

La numération globale des microarthropodes du sol a montré que leur densité était liée à la quantité de matière organique et que le nombre d'arthropodes rapporté à la matière organique n'était pas significativement différent d'un site à l'autre.

Par contre il semble que l'importance des termites, mesurée par la densité de termitières épigées (1), soit différente dans les deux forêts comme le montre le tableau 43, établi par comptages dans 20 surfaces de 50 m² par station. La différence est significative et porte surtout sur deux espèces humivores, *Cubitermes fungifaber* et *Thoracothermes* sp.

Tableau 43 - Densité de termitières épigées en forêt.

nombre pour 1000 m ² :	Banco, plateau	Banco, talweg	Yapo
<i>Cubitermes fungifaber</i> + <i>Thoracothermes</i> sp.	45	69	13
<i>Cephalotermes</i> rectangulaires	4	1	4
<i>Noditermes</i> sp.	2	2	1
<i>Protermes</i> sp.	0	3	0
<i>Procubitermes</i> sp.	0	0	2
indéterminées	6	0	3
Total (et écart type)	57 (8,4)	75 (8,6)	23 (4,6)
Intervalle de confiance à 5 % en nombre/ha	390-750	590-930	134-326

Bien que l'importance des termites dans la pédogenèse des sols tropicaux ait été mise en évidence par de nombreux auteurs (revues récentes par P. BOYER, 1971 et G. BACHELIER, 1973), leur incidence sur la matière organique des sols forestiers est très mal connue (C. NOIROT, 1958) et seul M.E. MALDAGUE (1970) apporte des données quantitatives : dans une forêt du

(1) Nous remercions ici M. BORDEREAU (Faculté des Sciences de Dijon) qui nous a appris à reconnaître les principales formes de termitières trouvées dans les forêts étudiées.

Zaïre il a dénombré (sur 1 200 m²) 870 termitières par hectare, valeur proche de ce qui a été trouvé au Banco. Par estimation de l'immobilisation de matière organique dans les termitières, et de la consommation pour le métabolisme des individus, il estime que les termites utilisent annuellement 8 t de matière organique par hectare, soit les 3/4 de l'apport par la litière. Leur rôle est vraisemblablement beaucoup moins important en forêt de Yapo, mais la cause de la différence existant entre les forêts du Banco et de Yapo ne peut être expliquée, étant donné l'absence de connaissances sur l'écologie des termites forestiers. Nos résultats confirment l'observation de G. BACHELIER (1971) selon laquelle la préférence des termites pour les sols argileux n'est pas toujours vérifiée, certaines espèces de Cubitermes préférant les sols sableux ou s'en accommodant.

b) L'activité microbiologique du sol in vitro

Nous avons vu plus haut les réserves à faire sur les méthodes utilisées, qui ne semblent pas donner un indice de l'activité biologique réelle. Le tableau 44 indique que le pourcentage de carbone facilement dégradable dans la matière organique est plus grand à Yapo qu'au Banco, surtout au-dessous de 10 cm et le tableau 45 montre une plus forte activité phosphatasique par rapport au carbone organique. Une plus forte activité biologique de la terre fine à Yapo est donc possible, et serait favorisée par une teneur en cations échangeables plus élevée qu'au Banco.

Une activité microbiologique intense pourrait d'autre part expliquer la faible quantité de phosphore mise en jeu dans la végétation à Yapo, la microflore étant en compétition avec les plantes pour l'utilisation du peu de phosphore présent dans le sol.

Tableau 44 - Activité respiratoire du sol de forêt mis en étuve à 30°, en mg CO₂/7 jours (novembre-décembre).

profondeur cm	Banco plateau		Yapo	
	par g sol	par g C (1)	par g sol	par g C (1)
0 - 10	0,54	17	0,92	22
10 - 30	0,05	3	0,51	43
30 - 50	0,03	3	0,52	62

(1) teneur moyenne en C

Tableau 45 - Activité phosphatasique du sol de forêt en μgP libéré/h (octobre).

profondeur cm	Banco, plateau		Yapo	
	par g sol	par g C	par g sol	par g C
0 - 10	32	1000	62	1500
10 - 30	18	1100	32	2700
30 - 50	9	900	16	1900

3. La matière organique du sol

La répartition en profondeur de la matière organique à Yapo correspond à la courbe que donne P. de BOISSEZON (1973) pour les sols ferrallitiques forestiers argilo-sableux ou argileux, avec accumulation en surface, les complexes formés entre l'argile et l'humus limitant la migration en profondeur (fig. 21). La teneur en carbone de l'horizon 0-10 cm est à Yapo de $4,07\% \pm 0,25$ et de $3,25\% \pm 0,25$ au plateau du Banco. Cependant la quantité totale de matière organique n'est que de 70 t/ha entre 0 et 50 cm à Yapo alors qu'elle est de 170 et 100 t/ha au Banco. D'après A. PERRAUD (1971 b) la proportion de la fraction légère par rapport à l'humine est plus faible dans les sols sur schistes où la matière organique serait donc plus stable que dans les sols sur sable.

C. Le cycle de l'azote

1. La minéralisation dans le sol

De même que l'activité biologique globale, on peut constater que l'activité minéralisatrice potentielle vis-à-vis de l'azote est également plus grande à Yapo. Ceci a été montré par la mesure de l'activité uréasique, faite selon la méthode de A.D. MAC LAREN et al. (1957) en dosant l'ammoniac dégagé dans une boîte de CONWAY. Cette méthode a l'inconvénient de ne pas tenir

compte de l'absorption de NH_4 par le complexe absorbant du sol, ni de la nitrification. Ces causes d'erreurs nous semblent pouvoir être négligées étant donné la faible capacité d'échange de ces sols et l'absence de nitrification en conditions immergées. Des répétitions ont été faites sur 8 ou 9 prélèvements par station et les résultats sont donnés au tableau 46. La différence entre les sols du Banco et ceux de Yapo est très significative. Le sol prélevé entre 20 et 30 cm de profondeur montre la même activité que le sol prélevé en surface au Banco, alors qu'à Yapo l'activité est environ 2 fois plus faible entre 20 et 30 cm.

Tableau 46 - Activité uréasique des sols superficiels (0-10 cm)
exprimée en χ N libéré/g sol sec/heure.

	Banco			Yapo	
	plateau	talweg	Framiré	forêt	Framiré
moyenne	10,2	13,2	13,1	25,7	20,3
écart-type de la moyenne	0,8	1,3	0,6	2,7	1,2

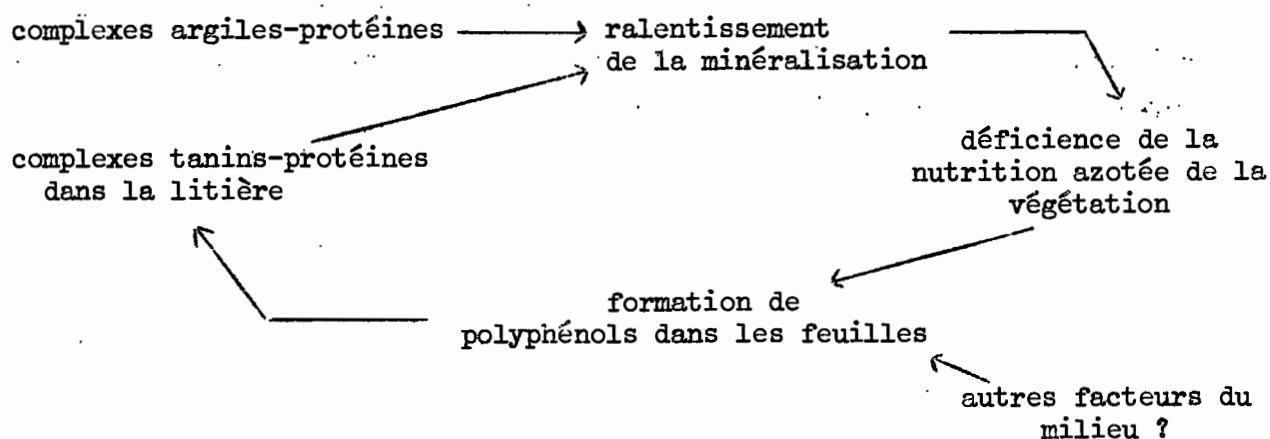
La différence d'activité observée au tableau 46 entre les stations de plateau et de talweg au Banco est également significative et concorde avec un taux de minéralisation par rapport à l'azote total plus faible sur le plateau.

Des mesures de la minéralisation potentielle par incubation de sols enrichis en urée ont confirmé ces résultats. L'apport était d'environ 0,7 mg d'urée par g de sol humide, et les sols étaient ajustés à une humidité située dans la zone optimale. L'incubation a duré 2 semaines pour observer la nitrification bien qu'après 1 semaine l'ammonification devienne faible. Le tableau 47 montre la plus grande vitesse de minéralisation de l'urée dans la terre fine du sol de Yapo.

Tableau 47 - Minéralisation de l'azote dans des sols enrichis en urée (0-10 cm). Gain exprimé en $\mu\text{g N/g sol sec/}$ 2 semaines.

traitement	forme de N	Banco			Yapo	
		plateau	talweg	Terminalia	forêt	Terminalia
sols enrichis	N-NO ₃ ⁺	206	214	239	286	272
	N-NH ₄	49	79	72	94	14
	N-NO ₃					
témoins	N-NO ₃ ⁺	17	14	21	28	18
	N-NH ₄	17	15	23	29	18
	N-NO ₃					

Cependant les mesures in situ ont montré (tableau 47) que le taux de minéralisation par rapport à l'azote total était plus faible à Yapo qu'au Banco. On peut penser que dans les sols de Yapo la microflore ammonifiante n'est pas inactivée (minéralisation immédiate de l'urée) mais que l'azote du sol se trouve sous une forme difficilement décomposable. L'argile du sol pourrait intervenir en formant des complexes avec les protéines (DOMMERGUES Y. et F. MANGENOT 1970), mais elle n'est pas seule en cause puisque les litières in situ montrent également une minéralisation plus faible à Yapo où elle est presque nulle, qu'au Banco où elle atteint 8 à 12 kg/ha/an. Il semble qu'à ce niveau puisse intervenir la formation de complexes entre les protéines et les polyphénols et tanins formés dans les feuilles et la litière (C.B. COULSON et al. 1960, N. FLAIG 1968). Plusieurs auteurs ayant observé qu'une mauvaise nutrition azotée des plantes provoquait une accumulation de polyphénols dans les feuilles, on peut proposer comme hypothèse le schéma suivant pour l'un des mécanismes pouvant diminuer le taux de minéralisation à Yapo.



Notons que selon DAVIES ⁽¹⁾ une carence en phosphore peut également provoquer la formation de polyphénols. Il est évident que ce problème est extrêmement complexe et qu'il ne peut être résolu sans une étude plus analytique que celle que nous avons faite. On retiendra cependant, comme cela a été fait à propos de la topographie, les relations étroites existant entre la nature et les transformations de la matière organique d'une part, et le cycle de l'azote d'autre part.

En conséquence de ces observations, on peut avancer soit un temps de "turn-over" de l'azote du sol plus long à Yapo qu'au Banco, soit, à côté d'une masse d'azote qui participe au cycle biogéochimique un stock d'azote immobilisé à long terme, relativement plus important à Yapo qu'au Banco. L'existence, en forêt tropicale, d'un humus "inactif" ne participant pas au cycle de la matière organique a été suggéré par certains auteurs dont P. de BOISSEZON (1973) et R.K. CUNNINGHAM (1962) qui suppose que c'est la matière organique fraîche qui produit l'azote minéral en milieu forestier tropical.

2. La circulation dans l'écosystème

Les faits concernant la minéralisation sont reflétés par les flux d'azote entre végétation et sol qui, comme on l'a vu au tableau 32, sont sensiblement moins importants à Yapo qu'au Banco.

Par contre, les eaux qui circulent dans le sol (recueillies dans les lysimètres) ainsi que les eaux qui sortent de l'écosystème par les cours d'eau ont des teneurs en azote plus élevées à Yapo qu'au Banco.

A. WILD (1972) suggère que les eaux qui percolent rapidement dans les sols

(1) in : OVINGTON, 1965 (Discussion de la communication).

sableux entraînent moins de nitrates que les eaux qui percolent dans les sols argileux. Nous avons vu également la faiblesse du complexe échangeable rapporté à la surface de sol à Yapo. Si on admet comme vraisemblable que la forêt de Yapo est en état d'équilibre et que l'apport d'azote par les pluies n'est pas supérieur à celui du Banco, les pertes par lixiviation plus élevées à Yapo qu'au Banco conduisent à supposer que les autres pertes, en particulier la dénitrification, y sont plus faibles ou que les gains par fixation y sont plus importants. Nous ne possédons sur ces points aucun renseignement permettant des comparaisons entre les deux forêts.

Il est certain cependant que les caractéristiques du cycle de l'azote sont très différentes en forêt sur sables tertiaires et en forêt sur schistes.

III. INFLUENCE DE LA VEGETATION

Les observations ont porté d'une part sur la forêt primaire et d'autre part sur une forêt artificielle constituée d'une espèce dominante plantée, le Terminalia ivorensis ou "framiré". Les différences portent non seulement sur la composition floristique, mais également sur la structure, l'histoire et l'âge des peuplements.

A. Cycle des cations

La biomasse des plantations est nettement inférieure à la biomasse de la forêt naturelle, et il en est de même de l'immobilisation des éléments minéraux dans la végétation. Par contre l'accroissement du bois est plus grand dans les peuplements plus jeunes, et le taux annuel calculé de 6 t/ha au Banco et 8 t/ha à Yapo est vraisemblablement sous-estimé par rapport à des mesures dendrométriques telles que celles qui sont faites en forêt ; il reste cependant supérieur aux 3 à 4,6 t/ha en forêt du Banco et aux 4,6 t/ha en forêt de Yapo mesurées par Ch. HUTTEL et F. BERNHARD-REVERSAT (1975). L'immobilisation annuelle d'éléments est donc plus importante en plantation, et ce sont le calcium et l'azote qui sont principalement concernés (tableaux 32 et 35).

Il semble en effet que les prélèvements de calcium pour l'immobilisation annuelle aient pour conséquence un appauvrissement du sol de plantation au Banco. D'autres facteurs ont pu intervenir également, comme les

pertes par lixiviation au moment du défrichement ⁽¹⁾. L'importance du flux entre végétation et sol ne se ressent que faiblement de la pauvreté du sol.

Les réserves en potassium du sol plantation au Banco sont inférieures à celles de la forêt (talweg) et là aussi on peut penser à des pertes au moment du défrichement. Cela se traduit d'une façon sensible sur le flux végétation → sol.

A Yapo on n'observe qu'un léger appauvrissement des réserves du sol en calcium et potassium échangeables, malgré une immobilisation importante du calcium. Les réserves en cations "non échangeables" sont relativement importantes dans les sols sur schistes et permettent vraisemblablement de compenser les pertes par des phénomènes d'échange, en particulier à partir des formes "labiles" décrites par C. MASOZERA et S. BOUYER (1972) dans des sols tropicaux.

A propos du cycle du magnésium, on ne note que peu de différences entre forêt et plantation. Les eaux de pluviolessivage font exception et sont pauvres en magnésium ; on peut supposer à défaut d'autre explication qu'il s'agit d'un caractère spécifique du framiré.

En conclusion, on observera que les plantations, bien que relativement jeunes, apportent au sol des quantités d'éléments minéraux proches de celles qui sont apportées au sol en forêt, et ceci semble pouvoir se réaliser dans des plantations plus jeunes encore comme le montrent les résultats obtenus en milieu forestier tropical par J. MAHEUT et Y. DOMMERGUES (1960) et par J. BOYER (1973). Cependant dans des sols très pauvres comme ceux du Banco, cela peut être réalisé aux dépens des réserves cationiques du sol. Une diminution des réserves sous plantation a été observée également par J.B.D. ROBINSON (1967) et I.S. CORNFORTH (1970).

B. La matière organique du sol

La quantité de litière accumulée sur le sol est de 2030 kg/ha sous framiré au Banco et de 1990 kg/ha en forêt (talweg) ; à Yapo elle est de 2530 kg/ha en plantation et de 1980 en forêt. Le coefficient de décomposition annuel est de 3,2 en plantation et 4,2 en forêt au Banco, de 2,5 en plantation et 3,6 en forêt à Yapo ; la vitesse de décomposition de la litière des plantations, bien que restant de l'ordre de celles des formations forestières tropicales, est plus faible qu'en forêt naturelle.

(1) D'autant plus probables si la végétation initiale a été brûlée.

De même l'accumulation de matière organique dans le sol est plus élevée sous plantation, mais le tableau 48 montre qu' au Banco la différence n'est significative que dans l'horizon superficiel (mesures faites par perte au feu).

Tableau 48 - Répartition de la matière organique au Banco en forêt (talweg) et en plantation.

	0-3 cm		3-10 cm		10-30 cm	
	forêt	plantation	forêt	plantation	forêt	plantation
nombre de mesures	19	12	19	12	10	12
moyenne, %	4,2	6,9	3,4	4,2	3,3	3,8
écart-type moyenne	0,4	0,5	0,4	0,3	0,3	0,2
signification	risque 1 %		nulle			nulle

A Yapo la quantité de matière organique dans le sol entre 0 et 10 cm est de 30 à 40 % plus élevée sous plantation, et cette différence augmente en profondeur ; l'influence de la végétation y semble donc plus importante et l'on met en évidence un problème d'interaction entre sol et végétation que l' on retrouvera à propos du cycle de l'azote.

La présence de tanins dans les plantes de la famille des Combrétacées est connue depuis longtemps (M.H. BAILLON, 1875). Comme nous l'avons déjà noté au paragraphe I.B.3 de ce chapitre, l'effet dépressif de ces substances sur la décomposition de la matière organique a été démontré (R.E. BENOIT et al., 1968) et peut être invoqué pour rendre compte des observations précédentes.

L'activité microbiologique in vitro mesurée par la production de CO₂ rapporté au carbone du sol, est cependant peu différent en forêt et en plantation.

C. Le cycle de l' azote

Une des voies importantes de l'action de la végétation sur l'activité des microorganismes est l'effet des litières et en particulier de leurs substances hydrosolubles (G. BECK et al. 1969).

L'effet des litières de framiré sur la minéralisation de l'azote a été étudié avec des extraits aqueux de feuilles fraîchement tombées. Ces feuilles sont séchées à l' air, broyées, et 15 g de la poudre ainsi obtenue sont agités 30 minutes avec de l'eau. Après centrifugation l'extrait est ajouté au sol à raison de 10 ml par 100 g de sol frais, un témoin recevant de l'eau. L'humidité du sol est ensuite ajustée de façon à se trouver dans la zone optimale pour la minéralisation de l'azote.

Les litières récoltées en plantation ont été séparées en feuilles de framiré et autres feuilles, et tous les essais ont été faits sur un même sol (sol du talweg du Banco, 0-10 cm). Le tableau 49 montre que la nitrification est inhibée de façon identique par toutes les litières ; l'ammonification nette est plus fortement inhibée par les feuilles de framiré que par les autres

Tableau 49 - Minéralisation de l'azote dans du sol additionné d'extraits de litières des plantations, en $\mu\text{g N/g}$ sol sec.

forme de N	sol Témoin	feuilles du Banco		feuilles de Yapo	
		Framiré	autres	Framiré	autres
teneur initiale N minéral total	11,2	17,1	16,9	18,0	14,6
gain/10 jours N-NO ₃	18,0	11,8	9,7	10,8	10,1
N minéral total	16,5	3,6	8,5	1,7	2,8

feuilles, et l'inhibition est également plus forte avec les feuilles de Yapo qu'avec celles du Banco.

Une première hypothèse possible est l'immobilisation de l'azote minéral par les microorganismes décomposant la matière organique ajoutée. La teneur en azote des litières utilisées est en effet inversement proportionnelle à l'effet inhibiteur ; toutefois on n'a pas dosé l'azote dans les extraits ajoutés au sol. J. MAHEUT et Y. DOMMERGUES (1960) ont également

Observé un arrêt de la production d'azote minéral par addition au sol de poudre de litière de Teck et d'Acajou, et parlent d'immobilisation.

Une deuxième hypothèse suppose la présence d'une substance inhibitrice, soit par action antibiotique, soit par protection des protéines. Cette protection peut être due, comme on l'a déjà vu, à la formation de complexes entre tanins et protéines, et on peut là encore invoquer la richesse des Combrétacées en ces substances pour expliquer la différence entre feuilles de framiré et autres feuilles. L'opposition Banco-Yapo s'expliquerait selon le schéma donné précédemment (II C du chapitre III).

B. BERNIER et M.R. ROBERGE (1962) étudiant *in vitro* la minéralisation de litières dans divers humus de forêt tempérée estiment qu'intervient, autant que le rapport C/N, la nature de l'azote organique qui est plus ou moins dégradable et peut former des complexes résistants avec les polyphénols. Ils ont montré l'existence d'une immobilisation souvent intense, mais également la présence de substances inhibitrices, et suggèrent que la stabilité de celles-ci varie en fonction du type d'humus.

Quelle qu'en soit l'origine, cette inhibition laisserait prévoir un ralentissement de la minéralisation sur le terrain. C'est ce que l'on observe à Yapo où le taux de minéralisation, exprimé par g de sol ou par rapport à l'azote total, est plus faible en plantation qu'en forêt. Au cours de l'année la minéralisation in situ montre une relation négative avec l'accumulation de litière sur le sol (établie cependant avec trop peu de points pour affirmer qu'elle est significative) qui pourrait être une confirmation de l'effet de la litière.

Cependant au Banco le taux de minéralisation a été trouvé plus élevé en plantation qu'en forêt et l'origine de cette stimulation n'a pas été élucidée. Elle pourrait être liée à une destruction rapide des substances inhibitrices de la minéralisation (détoxification) favorisée par une bonne aération du sol (Y. DOMMERGUES 1971), mais d'autres explications pourraient être proposées. De telles interactions entre l'effet litière et le sol sont bien connues en forêt tempérée (BAUZON et al. 1969).

Le bilan annuel montre en plantation au Banco une production d'azote minéral deux fois plus élevée que l'apport d'azote organique par les eaux et la litière. Le système constitué par cette plantation n'est donc pas en équilibre et suppose une minéralisation du stock d'azote du sol (à moins d'envisager une fixation annuelle de 150 kg/ha, ce qui semble élevé). On a

montré que le stock d'azote du sol était plus grand sous plantation que sous forêt, contrairement à ce qui a été observé par J.B.D. ROBINSON (1960) et J. MAHEUT et Y. DOMMERGUES (1960). Ce stock élevé semble indiquer l'existence d'une phase d'accumulation (1) antérieure et P. de RHAM (1973) estime que la reconstitution du climax à partir de la forêt secondaire passe par une phase de faible minéralisation. Au Banco la phase d'accumulation serait suivie d'une phase de dégradation du stock.

La question se pose alors du devenir de cet azote minéral excédentaire qui ne s'accumule pas dans le sol (cf. tableau 22). Les données recueillies ne permettent pas d'apprécier les différentes possibilités : immobilisation dans le bois, pertes par lixiviation, pertes sous forme gazeuse. Cette importante production d'azote minéral est sans doute cependant à l'origine de la teneur en azote particulièrement élevée des feuilles autres que celles du framiré (2,4 %).

(1) Une jeune plantation de framiré de 6 ans, sur sol du type de celui de Yapo, a un stock d'azote total inférieur à celui de la forêt et de la plantation de 22 ans, ce qui correspond aux observations de I.S. CORNFORTH (1971) ; cet auteur montre qu'après destruction de la forêt tropicale et plantation de pins, les réserves d'azote diminuent pendant 5 ans, puis augmentent.

1. The first part of the paper discusses the importance of understanding the underlying mechanisms of the observed phenomena. This involves a thorough review of the existing literature and a clear identification of the research gaps. The second part of the paper presents the methodology used in the study, which includes a combination of qualitative and quantitative approaches. The third part of the paper discusses the results of the study, which show that the proposed model is effective in explaining the observed phenomena. The fourth part of the paper discusses the implications of the findings for future research and practice. The fifth part of the paper concludes the paper and provides a summary of the main findings.

2. The first part of the paper discusses the importance of understanding the underlying mechanisms of the observed phenomena. This involves a thorough review of the existing literature and a clear identification of the research gaps. The second part of the paper presents the methodology used in the study, which includes a combination of qualitative and quantitative approaches. The third part of the paper discusses the results of the study, which show that the proposed model is effective in explaining the observed phenomena. The fourth part of the paper discusses the implications of the findings for future research and practice. The fifth part of the paper concludes the paper and provides a summary of the main findings.

CONCLUSIONS GENERALES

Après avoir présenté et discuté nos résultats nous essaierons de formuler quelques conclusions sur l'estimation des cycles biogéochimiques, sur leurs relations avec les types de forêt et les zones climatiques, et sur l'intérêt de leur étude en plantations forestières.

I. LES BILANS DES ELEMENTS MINERAUX DANS L'ECOSYSTEME

Si l'on a pu apporter des données sur la circulation des éléments minéraux dans le système constitué par la forêt, les échanges entre le système et l'extérieur ne sont que partiellement connus. En effet les apports sont constitués par les éléments entrant par les précipitations, par la fixation d'azote et par l'altération chimique et biologique du substrat. L'altération chimique a été estimée dans certains cas d'importance égale ou supérieure à l'apport par les pluies (B. ULRICH, 1973) et en forêt tropicale humide de Porto Rico. C.F. JORDAN et al. (1972) estiment que 3 kg/ha de potassium, 21 de calcium et 10 de magnésium sont apportés annuellement par cette voie, pour 18, 21 et 5 respectivement apportés par les pluies. Aucune donnée ne nous permet de faire des estimations dans les milieux étudiés ici ; si les sables tertiaires semblent trop pauvres pour représenter une source importante d'éléments minéraux, il n'en est peut être pas de même pour les schistes. Aussi ne saurait-on estimer a priori que les sorties de l'écosystème sont égales aux apports par les pluies, ni qu'elles sont identiques à Yapo et au Banco. Le problème est le même pour l'azote dont on ne connaît pas le taux de fixation.

La forêt climacique est définie par son équilibre, ce qui se traduit au niveau des cycles biogéochimiques par une égalité des flux entrant et des flux sortant, si l'on considère une surface de forêt suffisamment grande. Cependant à l'échelle temporelle de nos mesures existent vraisemblablement des fluctuations autour de cet équilibre, en particulier sous l'influence

de la variabilité des précipitations. Ainsi selon Ch. HUTTEL (1975) le drainage doit atteindre 900 mm d'eau en année moyenne, mais est resté autour de 400 mm pendant les années de mesures qui ont toutes été à faible pluviosité. Cela pourrait correspondre à une diminution momentanée des pertes d'éléments minéraux par lixiviation. Ainsi la notion d'équilibre n'est valable que pour une période de temps suffisamment longue pour intégrer l'importante variabilité inter-annuelle des facteurs climatiques.

Notons enfin qu'à long terme une accumulation dans l'écosystème forestier, en particulier d'azote, a été envisagée par plusieurs auteurs dont H. JENNY (1960), R. HUSER (1971), J.K. SYERS et al. (1970) et que l'hypothèse d'équilibre climacique n'est plus valable à cette échelle de temps.

Ainsi nous ne pouvons établir de bilan complet des cycles biogéochimiques, nos résultats permettant essentiellement une estimation des cycles biochimiques, pour revenir à la distinction établie par J.D. OVERTON en 1962 entre cycles biochimiques et cycles géochimiques. Cependant ces cycles permettent de caractériser le fonctionnement d'un système et de mettre en évidence les différences de fonctionnement liées à l'environnement (topographie, roche mère).

II. REMARQUES SUR LES RELATIONS ENTRE SOL ET VEGETATION

Les cycles d'éléments minéraux sont l'une des voies par lesquelles se manifestent les relations entre le sol et la végétation.

Les deux substrats étudiés correspondent à deux associations végétales dont l'une, la forêt à Diospyros et Mapania sur schistes, est beaucoup plus riche en espèces (1) que l'autre, la forêt à Turraeanthus et à Heisteria. G. MANGENOT (1955) attribuait la pauvreté de cette dernière association à la pauvreté du sol en bioéléments. Nos résultats ont montré que les quantités d'azote, phosphore, potassium et magnésium mises en jeu dans les cycles à Yapo, étaient équivalentes ou même inférieures à celles qui sont recyclées au Banco. Seul le calcium est engagé dans le cycle biologique en plus grande quantité à Yapo ; il est possible que ces cations, ou les rapports cationiques qui lui sont liés, interviennent comme facteur limitant pour certaines espèces.

(1) Selon J.L. GUILLAUMET et E. ADJANOHOUN (1971) cette association est la plus riche des groupements végétaux de Côte-d'Ivoire.

Cependant la répartition des espèces caractéristiques des différentes associations est conditionnée, d'après les travaux de J.L. GUILLAUMET et E. ADJANOHOUN (1971), par la teneur en argile des sols qui détermine leur capacité de rétention en eau. Les travaux de G. LEMEE (1956) sur le potentiel hydrique des plantes dans ces deux associations et ceux de Ch. HUTTEL (1975) sur l'utilisation des réserves en eau du sol confirment l'importance du facteur hydrique dans la différenciation des deux types de forêts étudiés ici. Il est difficile toutefois de distinguer en fonction de la répartition des groupements le facteur hydrique du facteur nutrition minérale car tous deux sont liés à la teneur en argile du sol.

III. COMPARAISON ENTRE LES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES DE DIFFERENTS TYPES DE FORETS

Les forêts de la zone intertropicale étant encore assez mal connues du point de vue de leur fonctionnement, c'est dans ce contexte que nous essaierons de replacer nos résultats. Quelques exemples seulement, parmi les nombreuses études qui y ont été faites, concernent les forêts tempérées ; ils sont en partie empruntés à la bibliographie faite par M. RAPP (1971).

Le tableau 50 montre de grandes différences dans les quantités d'éléments stockées dans la végétation, mais celles-ci semblent indépendantes de la région géographique. Il faudrait des résultats plus nombreux pour confirmer les tendances qui semblent ressortir de la comparaison entre forêts tropicales et tempérées, comme l'accumulation de magnésium plus importante dans les premières.

L'apport d'éléments au sol par les litières montre des valeurs relativement moins dispersées. Parmi les forêts tropicales, les 3 forêts néotropicales citées au tableau 51 se distinguent de celles de l'ancien monde par des apports plus faibles, en particulier pour le phosphore, le potassium et le magnésium. On observe également que les flux d'azote, potassium et magnésium dans la litière sont sensiblement plus élevés en forêts tropicales qu'en forêts tempérées, les premières se distinguant aussi par la prépondérance de l'azote sur le calcium, l'inverse s'observant en forêts tempérées.

Tableau 50 - Quantités d'éléments minéraux immobilisés
dans la végétation.

		Auteurs	région	Biomasse t/ha	Kg/ha				
					N	P	K	Ca	Mg
forêts tropicales pluvieuses	anciennes	présent travail	Côte-d'Ivoire						
			Banco	470 **	1400	100	600	1200	530
			Yapo	430 **	1000	70	360	1900	180
		GREENLAND et KOWAL, 1960	Ghana	287	1780	116	860	2100	332
		GOLLEY et al. 1969	Panama	276	-	33	1045	857	367
			plaine	284	-	12	1331	1776	698
			montagne						
		OVINGTON et OLSON, 1970	Porto-Rico	200 *	814	43	517	894	340
		TSUTSUMI, 1971	Thaïlande	131 *	503	31	316	698	324
	secondaires	NYE, 1958	Ghana	118 *	395	27	262	348	169
		BARTHOLOMEW et al. 1953	Zaïre	152	590	104	585	720	
forêts tempérées	RAPP, 1971	France (chêne vert)	269 *	763	224	626	3853	151	
	DUVIGNEAUD et al., 1971	Belgique (chêne, hêtre, charme)	156	406	32	245	868	81	
	REMEZOV et al. 1964	Russie (chêne)	155 ***	774	41	237	736	68	
	MILLER, 1963	Nouvelle-Zélande (Nothofagus)	314 ***	414	78	448	1120	123	

* racines exclues. ** racines, arbustes et lianes exclus.

*** non précisé dans les documents utilisés

Tableau 51 - Apports annuels par la litière d'arbres dans diverses forêts feuillues, en kg/ha.

		Auteurs	Régions	N	P	K	Ca	Mg
forêt tropicale humide	sempervirente	présent travail	Côte d'Ivoire					
			Banco, p.	170	8	28	61	51
			Banco, t.	158	14	81	85	36
			Yapo	113	4	26	105	23
		LAUDELOUT et al.	Zaire (extrêmes)	154 224	7 9	48 87	84 105	43 53
		LIM, 1974	Malaisie (moy.)	100	3	32	70	19
		KLINGE et al., 1968	Amazonie	106	2	13	18	13
		CORNFORTH, 1970	Trinidad	56 61	2 3	10 12	57 68	15
	semi-décidue	NYE, 1961	Ghana	199	7	68	206	45
		SINGH, 1968b	Inde	54	28	26	184	30
	de montagne	ODUM, 1970 EDMISTEN, 1970	Porto-Rico	88	1	2	45	10
	subtropicale humide	WEBB, 1969	Australie	100	5	30	90	-
				171	16	53	176	-
forêt tempérée	sempervirente	RAPP, 1971	France (chêne vert)	33	3	16	64	5
		MILLER, 1963	Nouvelle-Zélande (Nothofagus)	37	3	9	70	11
	décidue	LEMERIE et BICHAUT, 1971	France (Hêtraie)	38-51	1-2	7-12	42	7
		DUVIGNEAUD et al., 1971	Belgique (hêtre, chêne et charme)	61	4	36	120	7
		REMEZOV et al., 1964	Russie (chêne)	26	7	12	48	7

L'apport par les eaux de pluviollessivage est nettement plus élevé en forêts tropicales qu'en forêts tempérées ; les premières joignent à des précipitations plus abondantes une biomasse foliaire plus grande et des teneurs des feuilles souvent plus élevées. Là encore le classement des éléments par ordre d'importance fait apparaître la prépondérance de l'azote sur le calcium en forêts tropicales et l'inverse dans les forêts tempérées.

Tableau 52 - Apport d'éléments minéraux par les eaux de pluies sous forêt feuillue, en kg/ha/an (pluie + pluviollessivage).

Auteurs	Régions	N	P	K	Ca	Mg
présent travail	Côte d'Ivoire					
	Banco p.	80 *	2	65	39	41
	Banco t.	81 *	10	175	47	48
	Yapo	33 *	6	88	35	23
MATHIEU, 1972	Côte d'Ivoire (1)	-	2	81	18	6
NYE, 1961	Ghana	26 **	4	237	41	29
EDMISTEN, 1970) SOLLINS et al.,) 1970)	Porto-Rico	65 *	-	-	69	25
RAPP, 1971	France	16 *	2	28	31	4
MILLER, 1963	Nouvelle-Zélande	2	1	31	13	13
LEMEE, 1974	France	19 **	1	37	28	12
DUVIGNEAUD et al. 1971	Belgique	14	1	22	26	6

(1) forêt semi-décidue ; pour les autres auteurs, se reporter au tableau précédent.

* azote total. ** azote minéral.

En conclusion, alors que l'immobilisation dépend peu de la zone climatique, les flux d'éléments minéraux sont liés aux zones climatiques et géographiques. Ils sont beaucoup plus importants en forêts tropicales qu'en forêts tempérées et traduisent, pour les sols généralement pauvres des régions tropicales humides, un turn-over des réserves du sol remarquablement rapide.

IV QUELQUES PROBLEMES POSES PAR LES FORETS ARTIFICIELLES

L'impression d'un milieu proche de la forêt naturelle ressentie lorsque l'on pénètre dans une plantation ancienne, comme celle du Banco, est confirmée par la quantité de litière récoltée annuellement ; celle-ci est peu différente de celle de la forêt, indiquant que la surface foliaire est du même ordre.

Au niveau des cycles biogéochimiques, cela se traduit par une circulation d'éléments dans l'écosystème de la même importance qu'en forêt. Ce retour relativement rapide à l'état initial, en ce qui concerne les flux entre sol et végétation, après une perturbation profonde, indique une certaine stabilité du système de la forêt ombrophile (C.F. JORDAN et al. 1972). D'autres études menées en plantations de type forestier confirment, pour la zone tropicale, l'importance des flux même dans des peuplements relativement jeunes (tableau 53).

Tableau 53 - Apport au sol de litière et d'éléments minéraux dans quelques plantations de type forestier.

Auteurs	lieu et végétation	litière annuelle t/ha	kg/ha/an				
			N	P	K	Ca	Mg
présent travail	C.I., Framiré *						
	38 ans Banco	8,2	156	8	33	65	35
	22 ans Yapo	8,6	112	4	42	120	26
MITTCHEL, cité par BRAY et al. 1964	Malaisie *	9,8 à					
	Dipterocarp. 28 ans	10,3					
MAHEUT et al., 1960	Sénégal **						
	Teck 4 ans	5,8	38	6	39	132	15
	8 ans	4,7	44	3	31	55	18
BOYER, 1973	Cameroun *						
	Cacaoyer, 30 ans sans ombrage	6,0	52	4	38	89	26
	avec ombrage	8,4					

* litière totale, ** litière de feuilles.

Dans les plantations de framiré étudiées on a vu que les réserves du sol en éléments minéraux semblaient diminuer, et dans la mesure où

elles peuvent être limitantes les flux importants pourront poser des problèmes de concurrence interspécifique. En effet le tableau 54 montre que 50 à 70 % des éléments minéraux de la litière sont mis en circulation par les espèces autres que le framiré qui ont colonisé la plantation, la litière de framiré ayant des teneurs plus faibles que celles de l'ensemble des autres espèces.

L'immobilisation dans le bois se fait par contre à 70-75 % dans le framiré. L'exploitation de cette espèce exporterait, à l'âge actuel des parcelles étudiées, une grande partie des cations stockés dans l'écosystème (immobilisation + cations échangeables du sol) ; la perte représenterait environ 50 % du potassium, 60 à 70 % du calcium, 20 à 50 % du magnésium.

Tableau 54 - Apports par les litières de feuilles sous framiré, en kg/ha/an.

litière		N	P	K	Ca	Mg
Banco	framiré	50	4	8	19	13
	autres espèces	83	4	19	35	19
Yapo	framiré	40	1	11	36	9
	autres espèces	58	2	25	61	13

Si les espèces non plantées constituent une concurrence pour la nutrition minérale, il est vraisemblable par contre qu'elles soient nécessaires pour maintenir une bonne activité biologique du sol, à laquelle une litière mélangée est généralement plus favorable qu'une litière d'une seule espèce. L'influence particulièrement néfaste de la litière de framiré sur la minéralisation de l'azote est un argument dans ce sens.

La comparaison de deux plantations permet d'apporter quelques informations concernant le problème de l'aptitude forestière des sols. Une estimation de la fertilité des sols de Côte d'Ivoire a été faite par B. DABIN, puis par P. de BOISSEZON et al. (1967) et A. PERRAUD (1971) en fonction de leurs propriétés physiques, celles-ci étant bonnes sur les sables tertiaires, mauvaises ou médiocres sur les schistes. Nous avons montré que la végétation de type forestier bénéficiait également sur les sables tertiaires d'une nutrition azotée meilleure que sur les schistes. Par contre les réserves en cations échangeables semblent pouvoir s'épuiser plus rapidement sur les

sables tertiaires. Ainsi les sols du type du Banco semblent favorables, pour une première plantation, à une espèce tolérante aux conditions hydriques comme le framiré ⁽¹⁾, mais leur faible étendue et leur situation géographique ne les destinent pas à cette utilisation. Les sols argileux sur schistes ne paraissent pas favorables à des plantations monospécifiques, l'influence néfaste des litières ne disparaissant pas dans le sol comme c'est le cas au Banco.

Rappelons enfin que les plantations ne sont pas des systèmes en équilibre, et qu'il manque à notre étude une dimension temporelle permettant de suivre leur évolution.

o
o o

En conclusion, et dans la perspective d'une amélioration de la fonction de production de la forêt tropicale pluvieuse, une meilleure connaissance quantitative devra être combinée avec l'analyse des systèmes pour laquelle la recherche de modèles appropriés est maintenant commencée. Mais cette nouvelle approche est encore freinée par l'insuffisance de données de base, parmi lesquelles les plus importantes devront être dégagées pour la mise en œuvre de programmes de recherche plus légers dans de plus nombreux écosystèmes.

(1) SARLIN, 1969, Bois Forêts Trop. n° 126, 3-14.

The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions. It emphasizes that proper record-keeping is essential for ensuring the integrity of the financial system and for providing a clear audit trail. The document also highlights the need for transparency and accountability in all financial dealings.

In the second part, the focus is on the role of the auditor in verifying the accuracy of the financial statements. The auditor is responsible for conducting a thorough examination of the records and providing an independent opinion on the fairness and reliability of the information presented. This process is crucial for building trust and confidence among stakeholders.

The third part of the document addresses the challenges faced by organizations in implementing effective internal controls. It identifies common weaknesses and provides practical suggestions for strengthening the control environment. Key areas of concern include segregation of duties, authorization procedures, and the regular monitoring and evaluation of control systems.

The final section of the document provides a summary of the key findings and recommendations. It reiterates the importance of a strong internal control system and the role of management in ensuring its effectiveness. The document concludes by emphasizing the need for continuous improvement and the ongoing commitment of all personnel to maintaining the highest standards of financial integrity.

B I B L I O G R A P H I E

* - Les noms précédés d'un astérisque sont déplacés de quelques rangs par rapport à l'ordre alphabétique.

ACQUAYE, D.K. et OTENG, J.W., 1972 - Factors Influencing the status of phosphorus in surface soil of Ghana. Ghana J. Agric Sci. 5 221-228.

ATTIWILL, P.M., 1966 - The chemical composition of rain water in relation to cycling of nutrients in mature Eucalyptus forest. Plant Soil 24 390-406.

AUBREVILLE, A., 1959 - Flore forestière de la Côte d'Ivoire. 2e éd., Centre Techn. For. trop., Nogent sur Marne, 3 vol.

AVENARD, J.M., 1971 - Aspect de la géomorphologie. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire, mémoires ORSTOM N°50, ORSTOM Paris, 1-72.

BACHELIER, G., 1971 - La vie animale dans les sols. I. Déterminisme de la faune des sols. II Action de la faune dans l'évolution des sols considérés en tant qu'équilibres naturels. In : La vie dans les sols, P.PESSON. Gauthier-Villars, Paris, 1-44 et 45-82.

BACHELIER, G., 1973 - Faune des sols et termites. In : Les sols ferrallitiques, t.IV.- Init.Doc.Tech n°21. ORSTOM, Paris. 107-142.

BAILLON, M.H., 1875 - Dictionnaire de botanique. Hachette, Paris.

BALANDREAU, J., TOUTAIN, G., HUTTEL, C., et REVERSAT, F., 1973 - Mesure de la fixation de l'azote moléculaire en forêt. In : Nouveaux documents pour une étude intégrée en écologie du sol. CNRS, Paris.

BARTHOLOMEW, W.V., MEYER, J. et LAUDELOUT, H., 1953 - Minéral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the yangambi region, with some preliminary results on the decomposition of plant material on the forest floor. Publ. INEAC, ser. Sci. 57, 27 p.

BATES, J.A.R., 1960 - Studies on a nigerian forest soil. J. The distribution of organic matter in the profile and in various soil fractions. J. Soil Sci. 11 246-256.

- * BAYNTON, H.W., HAMILTON, H.L. et WORTH, J.J., 1965 - Temperature structure in and above a tropical forest. Roy. Meteorol. Soc. 91 225.
- BATES, J.A.R. et BAKER, T.C.C., 1960 - Studies on a nigerian forest soil. II. The distribution of phosphorus in the profile and in various soil fractions. J. Soil. Sci. 11 257-265.
- BEAUFORT, W.de, 1972.- Distribution des arbres en forêt sempervirente de Côte d'Ivoire. rapport ORSTOM, Adiopodoumé. Multigr., 46 p.
- BECK, G., DOMMERGUES, Y. et VAN DEN DRIESSCHE, R., 1969 - L'effet litrière. II. Etude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles et des litières forestières vis à vis de la microflore tellurique. OEcolog. Plant. 4 237-266.
- BENOIT, R.E., STARKLEY, R.L. et BASARABA, J., 1968 - Effect of purified plant tannin on decomposition of some organic compounds and plant materials. Soil Sci 105 153-158.
- BERNHARD, F., 1970.- Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. OEcolog. Plant., 5 247-266.
- BERNHARD-REVERSAT, F., 1972.- Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côte d'Ivoire. OEcolog. Plant., 7 279-300.
- BERNHARD-REVERSAT, F., 1974 - L'azote au sol et sa participation au cycle biogéochimique en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. Rev. Ecol. Biol. Sol, 11 263-282.
- BERNHARD-REVERSAT, F., 1975 - Les cycles des macroéléments. Recherches sur les écosystèmes de la forêt sub-équatoriale de basse Côte d'Ivoire. La Terre et la Vie, (sous presse).
- BERNIER, B. et ROBERGE, M.R., 1962 - Etude in vitro sur la minéralisation de l'azote organique dans les humus forestiers. I. L'influence des litières forestières. Fonds Rech. Forest. Univ. Laval, contrib. n°9, 47 pp.
- BLANCHET, R., 1969 - Relations d'échanges et principaux facteurs de l'alimentation des plantes dans deux sols de texture différente. Ann. Agron., 20 457-474.
- BLASCO-LAMENCA, M., 1970 - [Phosphorus fractions in the Amazon Soils of Colombia] (sp.). Ann. Edafol. Agrobiol. 29, 643-650.
- BOISSEZON, P.de, 1973 - Les matières organiques des sols ferrallitiques. In : Les sols ferrallitiques, t. IV, Initiations et Doc. Techn n° 21, ORSTOM, Paris, 9-66.

- BOISSEZON, P.de, LATHAM, M., PERRAUD, A., RIEFFEL, J.M. et RICHE, G., 1967-
Etudes pédologiques des 12 zones vulnérables. ORSTOM Adiopodoumé-
Ministère de l'agriculture de Côte d'Ivoire. 12 rapports multigr.
et cartes.
- BORMANN, F.H. et LIKENS, G.E., 1967 - Nutrient cycling. Science, 155
424-429.
- BORMANN, F.H., LIKENS, G.E., FISCHER, D.W. et PIERCE, R.S., 1968 - Nutrient
losses accelerated by clear cutting a forest ecosystem. Science,
159, 882-884.
- BOYER, J., 1973 - Cycles de la matière organique et des éléments miné-
raux dans une cacaoyère camerounaise. Café Cacao Thé, 17, 3-24.
- BOYER, P., 1971 - Les différents aspects de l'action des termites sur
les sols tropicaux. In : La vie dans les sols, P. PESSON, Gauthier-
Villars, Paris, 279-334.
- BRAY, J.R. et GORHAM, E., 1964 - Litter production in forests of the world,
Adv. Ecol. Res. 2, 101-157.
- CACHAN, P., 1974 - Importance écologique des variations verticales mi-
croclimatiques du sol à la canopée dans la forêt tropicale hu-
mide. In : Ecologie forestière, P. PESSON, Gauthier-Villars,
Paris, 21-42.
- CACHAN, P. et DUVAL, J., 1963 - Variations microclimatiques verticales
et saisonnières dans la forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire.
Ann. Fac. Sci. Dakar, 8, 5-87.
- CHEVALIER, A., 1908 - La forêt vierge de la Côte d'Ivoire. La géographie,
17, 201-210.
- CHEVALIER, A., 1948 - L'origine de la forêt de la Côte d'Ivoire.
Rev. Int. Bot. appl. Agron. trop., 28 101-115.
- CORNFORTH, I.S., 1970 - Reafforestation and nutrient reserves in the
humid tropics. J. Appl. Ecol., 7, 609-615.
- CORNFORTH, I.S., 1970.b. - Leaf fall in a tropical rain forest. J. Appl.
Ecol., 7, 603-608.
- CORNFORTH, I.S., 1971 - Nitrogen mineralization in West-Indian soils.
Exp. Agric. 7 345-349.
- COULSON, C.B., DAVIES, R.I. et LEWIS, D.A., 1960 - Polyphenols in plant,
humus and soil. I. Polyphenols of leaves, litter and superficial
humus from mull and mor sites. J. Soil Sci., 11, 20-29.

- COUTINHO, L.M. et LAMBERTI, A., 1971 - Respiracao edafica e produtividade primaria numa comunidade Amazonica de mata de Terra-Firme. Cienc. Cult. 23 411-419.
- CRUZ, A.A. de, 1967 - A preliminary study of organic detritus in a tropical forest ecosystem. Rev. Biol. Trop., 12, 175-195.
- CUNNINGHAM, R.K., 1962 - Minéral nitrogen in tropical forest soils. J. Agric. Sci., 59, 257-262.
- DABIN, B., 1964 - Analyse physique et fertilité dans les sols des régions humides en Côte d'Ivoire. Cahiers ORSTOM, ser. Pédol., 2, 29-40.
- DAUBENMIRE, R. 1972 - Some ecologic consequence of converting forest to savanne in northwestern Costa Rica. Trop. Ecol., 13, 31-51.
- DOMMERGUES, Y., 1956 - Etude de la biologie des sols des forêts tropicales sèches et de leur évolution après défrichement. Vie Congr. Sci. Sol, Paris, t V, 605-610.
- DOMMERGUES, Y., 1971 - Interrelation sans caractère symbiotique entre la végétation et la microflore du sol : effet litière. In : La vie dans les sols, P. PESSON, Gauthier-Villars, Paris, 423-471.
- DOMMERGUES, Y. et MANGENOT, F., 1970 - Ecologie microbienne du sol. Masson, Paris, 796 pp.
- DUBEY, H.D. et FOX, R.H., 1974 - Denitrification losses from humid tropical soils of Puerto Rico. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 38, 917-920.
- DUCHAUFOR, P., 1970 - Précis de pédologie. Masson, Paris. 481 p.
- DURAND, G., 1965 - Les enzymes dans le sol. Rev. Ecol. Biol. Sol, 2, 141-205.
- DUVIGNEAUD, P., 1972 - La synthèse écologique. Doyn, Paris, 296 pp.
- DUVIGNEAUD, P. et DENAEYER de SMET, S., 1971 - Cycle des éléments biogènes dans les écosystèmes forestiers d'Europe. In : Productivité des écosystèmes forestiers, coll. UNESCO/PBI, Bruxelles 1969, 527-542.
- EDMISTEN, J., 1970 - Preliminary studies of the nitrogen budget of a tropical rain forest. In : A tropical rain forest, H.T. ODUM, ed., Div. Techn. Inf. U.S. Atomic Energy Comm., H 211-H 215.
- ELDIN, M., 1971 - Le climat. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire, memories ORSTOM n°50, ORSTOM, Paris 73-108.

- * EVANS, G.C., 1939 - Ecological studies on a rain Forest of Southern Nigeria. II. The atmospheric environmental conditions. J. Ecol. 27 436-482.
- ELLENBERG, H., 1971 - Nitrogen content, minéralization and cycling. In : Productivité des écosystèmes forestiers. coll. UNESCO-PBI, Bruxelles 1969. 509-512.
- EMBERGER, L., MANGENOT, G. et MIEGE, J., 1950 - Existence d'associations végétales typiques dans la forêt dense équatoriale.
- FITTKAU, E.J., 1967 - On the ecology of amazonien rain forest streams. Atas symp. sobre la biota amazonica. vol 3, 97-108.
- FLAIG, W., 1968 - Organische verbindungen als stickstoffquelle fur die Ernährung der pflanzen. Ann. Edafol. Agrobiol., 26, 801-828.
- GOLLEY, F.B.; MAC GINNIS, J.T. et CLEMENTS, R.G., 1969 - The structure of tropical forest in Panama and Colombia. Bio Science, 19, 693-696.
- GOLLEY, F.B., MAC GINNIS, J.T. et CLEMENTS, R.G., 1971 - La biomasa y la estructura mineral de algunos bosques de Darien, Panama. Turrialba 21 (2) 189-196.
- GOSSE, G. et ELDIN, M., 1973 - Données agroclimatologiques recueillies à la station ORSTOM d'Adiopodoumé, 1948-1972. ORSTOM, Adiopodoumé, Multigr.
- GREENLAND, D.J., 1958 - Nitrate fluctuation in tropical soils. J. Agric. Sci., 50, 82-92.
- GREENLAND, D.J. et KOWAL, J.L.M., 1960 - Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. Plant Soil, 12, 154-174.
- GUILLAUMET, J.L., 1967 - Recherches sur la végétation et la flore du bas-Cavally (Côte d'Ivoire). Mémoires ORSTOM n°20, ORSTOM, Paris. 247 pp.
- GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOUN, E., 1971 - La végétation de la Côte d'Ivoire. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire, mémoires ORSTOM n°50, ORSTOM, Paris, 157-263.
- HARRELSON, M.A., 1969 - Nitrogen fixation in the epiphyllae. Ph. D. diss., Depart. Bot., Univ. Georgia.
- HOORE, J.d', 1968 - Influence de la mise en culture sur l'évolution des sols dans la zone de forêt dense de basse et moyenne altitude. Sols Africains, 13, 155-168.

- HOPKINS, B., 1966 - Vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria.
IV. The litter and soil with special reference to their seasonal
change. *J. Ecol.*, 54, 687-703.
- HUSER, R., 1971 - StickstoffInnenhalten von Waldökosystem durch Niederschläge.
Z. Pflanzenernähr. Bodenkde, 129, 42-50.
- HUTTEL, Ch., 1972 - Estimation du bilan hydrique dans une forêt semper-
virente de basse Côte d'Ivoire. In : Isotopes and radiations
In soil plant relationships including forestry. coll. FAO/IAEA,
Vienne, 439-452.
- HUTTEL, Ch., 1975 - Root distribution and biomass in three Ivory Coast
rain forest plots. In :
C.R. Symp, Caracas, 1973, ed. F.B. GOLLEY et MEDINA, Springer-
Verlag, New York. 123-130.
- HUTTEL, Ch., 1975 - Inventaire et structure de la végétation ligneuse.
In : Recherches sur les écosystèmes de la forêt sub-équato-
riale de basse Côte d'Ivoire. La terre et la Vie (sous presse)
- HUTTEL, Ch., 1975 - Estimation du bilan hydrique. Id.,
- HUTTEL, Ch., et BERNHARD-REVERSAT, F., 1975 - Biomasse végétale et pro-
ductivité primaire-Cycle de la matière organique. Id.
- IGUE, K., FUENTES, R., et BORNEMIZA, E., 1971 - Mineralizacón de P
orgánico en Suelos ácidos de Costa-Rica.
Turrialba, 21, 47-52.
- JACQUEMIN, H. et BERLIER, Y., 1956 - Evolution du pouvoir nitrifiant des
sols de basse Côte d'Ivoire sous l'action du climat et de la
végétation. *Vie Congr. Int. Sci. Sol*, t 3. 343-347.
- JENNY, H., 1960 - Comparison of soil nitrogen and carbon in tropical and
temperate regions as observed in India and the Americas.
Missouri Agr. Exp. St., Res. Bull., 765, 5-31.
- JENNY, H., GESSEL, S.P., et BINGHAM, F.T., 1949 - Comparative studies of
the decomposition rates of organic matter in temperate and
tropical regions. Soil Sci., 68, 419-432.
- JOHN, D.M., 1973 - Accumulation and decay of litter and net production
of forest in tropical africa. Oikos, 24, 430-435.
- JORDAN, C.F., 1970 - A progress report on studies of mineral cycling at
El Verde. In : A tropical rain forest, ODUM, H.T. ed., Div.
Techn. Inf. U.S. Atom. Energy Comm., H 217-H 219.

- JORDAN, C.F. et KLINE, J.R., 1972 - Mineral cycling some basic concepts and their application in a tropical rain forest. Ann.Rev.Ecol. Syst., 3, 33-50.
- JORDAN, C.F., KLINE, J.R. et SASSCER, D.S., 1972- Relative stability of mineral cycles in forest ecosystems. Amer. Naturalist, 106, 237-253.
- KIRA, T., 1974 - Primary productivity of Pasoh forest. A synthesis. I.B.P. synthesis meeting, Kuala-Lumpur, Aout 1974.
- KIRA, T., et SHIDEI, T., 1967 - Primary production and turn over of organic matter in different forest ecosystem of the western Pacific. Jap. J. Ecol., 17 70-87.
- KLINGE, H., 1974 - Litter production in tropical ecosystems. In : IBP synthesis Meeting, Kuala-Lumpur, Aout 1974.
- KLINGE, H. et FITTKAU, E.J., 1972 - Filterfunktionen im Okosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch., 16, 130-135.
- KLINGE, H. et RODRIGUES, W.A., 1968 - Litter production in an area of amazonian terra firme forest. II. Mineral nutrient content of the litter. Amazoniana, 1, 303-310.
- LAUDELOUT, H. et MEYER, J., 1954 - Les cycles d'éléments minéraux et de la matière organique en forêt équatoriale congolaise. V Congr. Int. Sci. Sol, Leopoldville, t.2, 267-272.
- LEMEE, G., 1967 - Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans les humus forestiers in situ.
- LEMEE, G., et BICHAUT, N., 1971 - Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. I. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux majeurs. OEcolog. Plant. 6 133-149.
- LEMEE, G., 1974 - Id. IV. Entrées d'éléments minéraux par les précipitations et transfert au sol par le ruissellement. OEcolog. Plant., 9, 187-200.
- LEWIS, J.A. et STARKLEY, R.L., 1968 - Vegetable tannins, their decomposition and effect on decomposition of some organic compounds. Soil Sci., 106, 241-247.
- LIM, M.T., 1974 - Litter fall and mineral nutrient content of litter in Pasoh forest reserve. In : IBP synthesis Meeting, Kuala-Lumpur, Aout 1974.
- * LEMEE, G., 1956 - La tension de succion foliaire, critère eco-physiologique des conditions hydriques dans la strate arbustive des groupements végétaux en Côte d'Ivoire. Natur. Montpel. Ser.Bot. 8 125-140.

- LUSE, R.A., 1970 - The phosphorus cycle in a tropical rain forest. In : A tropical rain forest. H.T. ODUM, ed. Div. Techn. Inf. U.S. Atom. Energy Comm., H 161-H 166.
- MAC COLL, J.G., 1970 - Properties of some natural waters in a tropical wet forest of Costa Rica. Bioscience, 20, 1096-1100.
- MAC GINNIS, J.T., F.B. GOLLEY, R.G. CLEMENTS, CHILD, G.I., et M.J. DUEVER, 1969 - Elemental and hydrologic budgets of the panamanian tropical moist forest. Bioscience, 19, 697-700.
- MAC LAREN, A.D. et PETERSON, G.H. (ed.), 1967 - Soil biochemistry. vol 2. Marcel Dekker Inc., New York. 527 p.
- MADGE, D.S., 1965 - Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. Pedobiologia, 5, 273-288.
- MADGE, D.S., 1969 - Field and laboratory studies on the activity of two species of tropical earthworms. Pedobiologia, 9, 188-214.
- MAHEUT, J., et DOMMERGUES, Y., 1960 - Les tckerales de Casamance, capacité de production des peuplements, caractéristiques biologiques et maintien du potentiel productif des sols. Bois et For. Trop., n° 70, 25-42.
- MALDAGUE, M.E., 1970 - Rôle des animaux edaphiques dans la fertilité des sols forestiers. Congo, INEAC, ser Sc. n° 112-245 p.
- MANGENOT, F., 1966 - Etude microbiologique des litières (commentaires sur les données expérimentales recueillies à l'ENSAM depuis 1963). Bull. ENSAM, 8, 113-125.
- MANGENOT, G., 1955 - Etude sur les forêts des plaines et des plateaux de la Côte d'Ivoire. Etudes Elunéennes, IFAN, 4, 5-61.
- MASOZERA, C. et BOUYERS, S., 1972 - Potassium et calcium dans quelques types de sols tropicaux. In : the use of radioisotope and radiations in research on soil plant relationships. Coll. FAO/IAEA, Vienne, déc. 1971.
- MATHIEU, P., 1972 - Apports chimiques par les précipitations atmosphériques en savane et sous forêt. Influence du milieu forestier intertropical sur la migration des ions et sur les transports solides (Bassin de l'Amittoro, Côte d'Ivoire). Thèse, Faculté des Sciences de Nice, 454 p.

- MATHIEU, P. et MONNET, C., 1970 - Apports chimiques par les eaux de pluie en savane et sous forêt en climat intertropical (Côte d'Ivoire). Tome I, texte, 153 p; tome II, annexes, 45 p. Rapport ORSTOM, multigraph. Centre d'Adiopodoumé, 1970, tabl., fig., bgr.
- MEDINA, E., 1969 - Respiración edáfica de algunas comunidades tropicales. Bol. Soc. Vene. Cien.Nat., 28, 211-230.
- MILLER, R.B., 1963 - Plant nutrient in hard beech. New Zealand For.Sci., 6, 365-413.
- MOORE, A.W. et JAYEBO, E.O., 1963 - The influence of cover on nitrate and nitrifiable nitrogen content on the soil in tropical rain forest environment. Emp. J. Exp. Agric., 31, 189-198.
- MOUREAUX, C., 1967 - Influence de la température et de l'humidité sur les activités biologiques de quelques sols ouest africains. Cah. ORSTOM, ser Pedol., 5, 393-420.
- MOUREAUX, C., et BOCQUEL, G., 1973 - Microbiologie des sols ferrallitiques. In : Les sols ferrallitiques. Initiations et Documents Techniques n°21 - ORSTOM, Paris-tome IV, p.67-106.
- MUELLER, D. et NIELSEN, J., 1965 - Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. Det. Forstlige Forsgsvaesen i Danmark, 29, 69-160.
- NOIROT, C., 1958 - Remarques sur l'écologie des termites. Ann. Soc. Roy. Belg., 89, 151 - 169.
- NYE, P.H., 1955 - Some soil forming processes in the humid tropics. IV the action of the soil fauna. J. Soil Sci., 6, 73-83.
- NYE, P.H., 1958 - The relative importance of fallows and soils in storing plant nutrients in Ghana. J. W. African Sci. Assoc., 4, 31-49.
- NYE, P.H., 1961 - Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. Pl. Soil, 13, 333-346.
- NYKVIST, N., 1959 - Leaching and decomposition of litter. I. Experiments on leaf litter of Fraxinus excelsior. Oikos, 10, 190-220.
- ODUM, H.T., 1970 - An emerging view of the ecological system at el Verde. In : A tropical rain forest, H.T. ODUM, ed. Div. Techn. Inf. U.S. Atom. Energy comm., 1 191-289.
- OLSON, J.S., 1963 - Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 44, 322-331.
- * OLDEMAN, R.R., 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoires ORSTOM n°73. ORSTOM, Paris. 204 pp.

- OVINGTON, J.D., 1959 - The circulation of minerals in plantations of Pinus sylvestris. Ann. Bot. N.S., 23, 229-239.
- OVINGTON, J.D., 1962 - Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. Adv. Ecol. Res. 1 103-192.
- OVINGTON, J.D., 1965 - Nutrient cycling in woodlands. In : Exp. Pedol., E.G. Hallsworth et D.V. Grawford ed., Butterworth Sci. Publ., Londres. 208-215.
- OVINGTON, J.D. et OLSON, J.S., 1970 - Biomass and chemical content of El Verde lower montane rain forest plants. In : A tropical rain forest. Edit. by Odum, H.T. Div. Tech. Inf. US Atom. Energy Comm. H 53-H 77.
- PERRAUD, A., 1971 - Les sols. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mémoires ORSTOM n°50, ORSTOM, Paris. p 265-391.
- PERRAUD, A., 1971 b.- La matière organique des sols forestiers de la Côte d'Ivoire (Relations : sol, végétation, climat). Fac. Sci. Nancy I (Thèse), 87 p., multigraph.
- RAMIREZ-MARTINEZ, J.R., 1968 - Organic phosphorus mineralization and phosphatase activity in soils. Folia microbiol., 13, 161-174.
- RAPP, M., 1971 - Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. CNRS, Paris. 184 p.
- REMEZOV, N.P., 1961 - Decomposition of forest litter and the cycle of elements in an oak forest. Soviet Soil Sci., n°7, 703-711.
- REMEZOV, N.P., SAMOYLOVA, Y.M., SVIRIDOVA, I.K. et BOGASHOVA, M.V., 1964 - Dynamics of the interaction of oak forest and soil. Sov. S. Sci., 3, 222-232.
- RHAM, P.de, 1971 - L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide. Thèse, Université de Lausanne. Buchdruckerei Berichthaus, Zürich. 124p.
- RHAM, P.de, 1973 - Recherches sur la minéralisation de l'azote dans les sols de savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Rev. Ecol. Biol. Sols, 10, 169-196.
- RICHARDS, P.W., 1952 - The tropical rain forest. Cambridge University Press.
- ROBINSON, J.B.D., 1967 - The effect of exotic soft wood crops on the chemical fertility of a tropical soil. E. Afr. Agric. Forestry J., 33, 175-191.

- RODIN, L.E. et BAZILEVICH, N.I., 1967 - Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Trad. anglaise éditée par G.E. Fogg, Oliver and Boyd, Londres. 288 pages.
- ROOSE, E.J., 1974 - Influence du type de plante et du niveau de fertilisation sur la composition des eaux de drainage en climat tropical humide. Comm. XIII Journ. Hydraulique, Paris, 1974.
- ROUGERIE, G., 1960 - Le façonnement actuel des modelés en Côte d'Ivoire forestière. Mémoire IFAN n° 58, Dakar, 542 p.
- SCHMID, M., 1974 - Vegetation du Sud Vietnam. Mémoire ORSTOM N°74, ORSTOM, Paris.
- SINGH, K.P., 1968 - Litter production and nutrient turnover in deciduous forests of varanasi. Proc. Symp. recent adv. trop.Ecol., p.655-665.
- SINGH, K.P., 1968 - Nutrient status of forest soils in humid tropical regions of Western ghats. Trop.Ecol., 9, 119-130.
- SOLLINS, P. et DREWRY, G., 1970 - Electrical conductivity and flow rate of water through the forest canopy. In : A tropical rain forest, edit by Odum, H.T. Div. Techn. Inf. US Atom Energy Comm. H 137-H 153.
- STARK, N., 1970 - The nutrient content of plants and soils from Brazil and Surinam. Biotropica, 2 : 51-60.
- SYERS, J.K., ADAMS, J.A. et WALKER, T.W., 1970- Accumulation of organic matter in a chronosequence of soils developed on wind blown sand in New-Zealand. J.Soil Sci., 21, 146-153.
- TRAN-VINH-AN, 1973 - L'action des vers de terre, genre Hyperiodrilus africanus sur quelques propriétés pédologiques d'un sol sablonneux de la région de Kinshasa (Zaire) cah.ORSTOM, ser.Pedol., 11, 249-256.
- TSUTSUMI, T., 1971 - Accumulation and circulation of nutrients elements in forest ecosystems. In : Productivité des ecosystemes forestiers, coll. UNESCO/PBI, Bruxelles 1969. 543-552.
- TUKEY, H.B. Jr et TUKEY, H.B., 1959 -Nutrient loss from above ground plant parts by leaching. Atomprakis, 5, 213-218.
- TUSNEEM, M.E. et PATRICK, W.H. Jr., 1971 - Nitrogen transformations in waterlogged soil. Louisiana State Univ., Agric. Exp.st., Bull. n° 657, 75 pp.
- ULRICH, B., 1973 - Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les ecosystemes forestiers. Symp. Int. Utilisation des engrais en forêt. FAO/IUFRO, Paris.
- VLASSAK, K., 1970 - Total soil nitrogen, and nitrogen mineralization. Plant Soil, 32, 27-32.
- * VILLECOURT, P. et ROOSE, E.J., 1974 - Analyses d'azote (azote nitrrique, azote ammoniacal et azote total) portant sur la pluie recueillie dans la savane de Lamto.(sous-presse)

WANNER, H., 1970 - Soil respiration, litter fall and productivity of tropical rain forest. *J.Ecol.* 58 543-547.

WEBB, L.J., TRACEY, J.G., WILLIAMS, W.T. et LANCE, G.N., 1969 - the pattern of mineral return in leaf litter of three sub-tropical australian forests. *Aust.For.*, 93, 90-110.

WENT, F.W. et STARK, N., 1968.- Micorrhiza. *Bioscience* 18 1035-1039.

WESTIN, F.C. et BRITO, J.G. de, 1969 - Phosphorus fraction of some venezuelan soils as related to their stage of weathering. *Soil Sci.* 107-194-202.

WIEGERT, R.G., 1970 - Effect of ionizing radiations on leaf fall, decomposition and litter microarthropods of a montane rain forest in: *A tropical rain forest*, H.T. ODUM, ed., Div. Techn. Inf. U.S. Atomic Energy Comm. H 89 - H 100.

WILD, A., 1972 - Nitrate leaching under bare fallow at a site in northern Nigeria. *J.Soil.Sci.* 23 315-324.

WILLIAMS, W.A., LODMIS, R.S. et ALVIM, P.de T., 1972 - Environments of evergreen rain forest on the lower Rio Negro, Brazil. *Trop.Ecol.*, 13, 65-78.

WOOLDENDORP, J.W., 1965 - Formation d'ammoniaque dans le sol au cours de la reduction des nitrates. *Ann. Inst. Pasteur* n°3.

WOODWEL, G.M. et WHITTAKER, H., 1967 - Primary production and the cation budget of the Brookhaven Forest. *Symp. Primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems*. Univ. Maine Press, 150-166.

G L O S S A I R E

Absorption : entrée dans les plantes des éléments minéraux du sol (au sens large) par les racines. (= uptake)

Activité biologique du sol : activités métaboliques des organismes du sol.

Activité microbiologique du sol : activités métaboliques des microorganismes du sol (on ne peut étudier en général qu' un aspect réduit de cette activité).

Biomasse : pris dans le sens de biomasse des producteurs. Quantité de matière végétale vivante, exprimée ici en poids de matière sèche par hectare. (= plant biomass)

Coefficient de décomposition : vitesse de disparition de la litière, exprimée par un coefficient dont la définition mathématique est donnée dans le texte (p. 62 et 63).

Décomposition : disparition de la litière structurée, mesurée par sa perte de poids. (= breakdown, disappearance, decay)

Drainage : écoulement de l'eau dans le sol par gravité, au-delà des horizons exploités par les racines (HUTTEL, 1975). (= drainage, percolation)

Eaux d'égouttement : eau de pluie recueillie sous le couvert végétal.
(= throughfall)

Immobilisation : incorporation des éléments minéraux à la matière organique vivante, végétation ou microflore. (= storage, immobilization)

Litière : parties végétales aériennes mortes retournant au sol ; a ici le sens restreint de litière fine, et comprend les feuilles, les organes reproducteurs, les rameaux et branches ne dépassant pas environ 7 cm de diamètre. (= litter, fine litter)

Lixiviation : entraînement des éléments minéraux du sol vers les horizons profonds par les eaux de pluie. (= leaching)

Minéralisation nette : résultat apparent de la libération des éléments minéraux de la matière organique par les microorganismes du sol, représentant la différence entre la minéralisation réelle et l'immobilisation par la microflore.

Pluviolessivage : mise en solution dans l'eau de pluie des éléments minéraux provenant des parties aériennes de la végétation ou des poussières déposées sur celles-ci. (= leaching, washing of the canopy.
Eaux de pluviolessivage = leachates).

Recretion : sorties d'éléments minéraux des végétaux à l'état ionique.

Réorganisation : synonyme de "immobilisation par la microflore".

ANNEXE I

Liste des espèces présentes dans les placettes de forêt.

Nous donnons ci-dessous la liste des espèces d'arbres de circonférence supérieure à 40 cm, présents dans les placettes établies en forêt. Malgré le soin mis à choisir des emplacements représentatifs, la placette de talweg du Banco montre un nombre de Turraeanthus africana supérieur à la densité moyenne de cette espèce.

Banco, placette du plateau 2500 m²

nombre	espèce	famille
1	Afzelia sp.	Cesalpiniées
12	Allanblackia floribunda	Guttifères
1	Anopixis klaineana	Rhizophoracées
2	Baphia bancoensis	Papillonacées
2	Blighia welwitschii	Sapindacées
4	Chrysophyllum albidum	Sapotacées
1	Cola nitida	Sterculiacées
10	Coula edulis	Olacacées
4	Dacryodes klaineana	Burseracées
1	Diospyros sanza-minica	Ebenacées
1	Enantia polycarpa	Annonacées
1	Funtumia africana	Apocynacées
4	Homalium aylmeri	Flacourtiacées
1	Milletia barteri	Papillonacées
1	Myryanthus libericus	Moracées
2	Pentaclethra macrophylla	Mimosées
1	Pycnanthus angolensis	Myristicacées
2	Strombosia glaucescens	Olacacées
4	Trichoscypha arborea	Anacardiacees
4	Turraeanthus africana	Meliacées
1	indéterminée	

Banco : placette de talweg 2500 m²

1	<i>Aegia</i> sp.	Rubiacées
2	<i>Allanblackia floribunda</i>	Guttifères
1	<i>Antiaris africana</i>	Moracées
5	<i>Baphia bancoensis</i>	Papillonacées
2	<i>Beilschmiedia manii</i>	Lauracées
2	<i>Blighia welwitschii</i>	Sapindacées
4	<i>Chrysophyllum albidum</i>	Sapotacées
4	<i>Cola lateritia</i>	Sterculiacées
1	<i>Combretodendron africanum</i>	Lecythidacées
3	<i>Coula edulis</i>	Olacacées
2	<i>Dacryodes klaineana</i>	Burseracées
1	<i>Fagara macrophylla</i>	Rutacées
1	<i>Homalium aylmeri</i>	Flacourtiacées
5	<i>Monodora myristica</i>	Annonacées
3	<i>Myrianthus libericus</i>	Moracées
2	<i>Octoknema borealis</i>	Octoknematacées
1	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	Mimosées
1	<i>Placodiscus pseudostipularis</i>	Sapindacées
1	<i>Ricinodendron heudelotii</i>	Euphorbiacées
3	<i>Strephonema pseudocola</i>	Combretacées
10	<i>Strombosia glaucescens</i>	Olacacées
1	<i>Trichilia heudelotii</i>	Meliacées
1	<i>Trichoscypha arborea</i>	Anacardiacees
17	<i>Turraeanthus africana</i>	Burseracées

Yapo : placette de forêt 2500 m²

12	<i>Allanblackia floribunda</i>	Guttifères
5	<i>Blighia welwitschii</i>	Sapindacées
10	<i>Carapa procera</i>	Meliacées
2	<i>Coelocaryon oxycarpum</i>	Myristicacées
1	<i>Cola nitida</i>	Sterculiacées
2	<i>Coula edulis</i>	Olacacées
21	<i>Dacryodes klaineana</i>	Burseracées
7	<i>Dyospyros sanza minica</i>	Ebenacées
2	<i>Entandrophagma utile</i>	Meliacées

1	<i>Hannoa klaineana</i>	Simaroubacées
1	<i>Homalium aylmeri</i>	Flacourtiacées
1	<i>Myrianthus libericus</i>	Moracées
2	<i>Ochthocosmus africanus</i>	Ixonanthacées
1	<i>Octoknema borealis</i>	Octoknematacées
1	<i>Omphalocarpum elatum</i>	Sapotacées
1	<i>Pachypodanthium staudii</i>	Annonacées
1	<i>Parinari excelsa</i>	Rosacées *
3	<i>Placodiscus pseudostipularis</i>	Sapindacées
1	<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicacées
3	<i>Scyttopetalum tieghemii</i>	Scyttopetalacées
2	<i>Soyauxia floribunda</i>	Medusandracées
9	<i>Strephonema pseudocola</i>	Combretacées
6	<i>Strombosia glaucescens</i>	Olacacées
2	<i>Teclea verdoorniana</i>	Rutacées
5	<i>Trichoscypha arborea</i>	Anacardiacees
1	<i>Xylopia staudii</i>	Annonacées

ANNEXE II

Liste des espèces présentes dans les placettes de plantations étudiées.

placette du Banco (2500 m²)

nombre	espèce	famille
30	<i>Terminalia ivorensis</i>	Combretacées
23	<i>Funtumia africana</i>	Apocynacées
14	<i>Combretodendron africanum</i>	Lecythidacées
6	<i>Tabernaemontana crassa</i>	Apocynacées
5	<i>Chrysophyllum subnudum</i>	Sapotacées
5	<i>Macaranga huraefolia</i>	Euphorbiacées
5	<i>Piptadeniastrum africanum</i>	Mimosées
3	<i>Elaeis guineensis</i>	Palmiers
2	<i>Antiaris africana</i>	Moracées
2	<i>Guarea cedrata</i>	Meliacées
1	<i>Allanblackia floribunda</i>	Guttifères
1	<i>Anopixis klaineana</i>	Rhizophoracées
1	<i>Bombax buonopozense</i>	Bombacacées
1	<i>Enantia polycarpa</i>	Annonacées
1	<i>Uapaca guineensis</i>	Euphorbiacées
1	<i>Xylopia standii</i>	Annonacées
1	<i>Xylopia villosa</i>	Annonacées

placette de Yapo (2500 m²)

42	<i>Terminalia ivorensis</i>	Combretacées
26	<i>Funtumia africana</i>	Apocynacées
17	<i>Nauclea diderichii</i>	
9	<i>Allanblackia floribunda</i>	Guttifères
6	<i>Musanga cecropioides</i>	Moracées
2	<i>Dialium aubrevillei</i>	Cesalpiniées
2	<i>Fagara macrophylla</i>	Rutacées

2	<i>Strephonema pseudocola</i>	Combretacées
1	<i>Acioa barteri</i>	Rosacées
1	<i>Aïdia genipaefolia</i>	Rubiacées
1	<i>Anthocleista vogelii</i>	
1	<i>Alstonia congensis</i>	
1	<i>Ceiba pentadra</i>	Bombacacées
1	<i>Coryanthe pachyceras</i>	Rubiacées
1	<i>Dacryodes klaineana</i>	Burseracées
1	<i>Erythroleum ivorensis</i>	Cesalpiniées
1	<i>Ficus exasperata</i>	Moracées
1	<i>Octoknema borealis</i>	Octoknematacées
1	<i>Ricinodendron heudelottii</i>	Euphorbiacées
1	<i>Sterculia tragacantha</i>	Sterculiacées
1	<i>Trichilia sp.</i>	Meliacées

ANNEXE III

Participation des principales espèces de forêt à la minéralomasse

espèces	biomasse		teneur en éléments minéraux ⁽¹⁾ = bois fort + écorce									
	t/ha		N		P		K		Ca		Mg	
	B	Y	B	Y	B	Y	B	Y	B	Y	B	Y
<i>Turraenthus africana</i>	24		27		1,8		17		18		12	
<i>Dacryodes klaineana</i>	33	35	14	9	1,5	1,8	9	9	34	48	12	3
<i>Piadeniastrum afr.</i>	22	16	35	38	2,1	1,6	7	4	19	38	6	2
<i>Coula edulis</i>	20	21	23	19	1,4	1,6	5	3	13	40	5	1
<i>Chrysophyllum albid.</i>	14		31		1,6		16		13		7	
<i>Combretum dendron afr.</i>	14		28		2,4		22		22		5	
<i>Blighia welwitschii</i>	11		35		5,0		20		36		18	
<i>Allanblackia floribunda</i>	9	15	22	22	2,6	2,6	17	17	58	58	25	12
<i>Strombosia glaucescens</i>	10	13	36	37	2,0	2,2	11	9	31	57	11	3
<i>Trichoscypha arborea</i>	4		10		1,8		6		25		16	
<i>Saccoglottis gabonensis</i>		15		7		0,4		1		17		2
<i>Scytopetalum tieghemii</i>		14		26		2,4		2		39		5
<i>Scottellia chevalieri</i>		7		27		2,6		25		75		12
<i>Strephonema pseudoc.</i>		10		16		2,0		9		44		4
<i>Erythroleum ivorense</i>		10		35		0,4		1		24		1
<i>Parkia bicolor</i>		7		21		2,0		28		71		3
<i>Lopira alata</i>		14		14		0,2		1		14		1
<i>Hannoa klaineana</i>		4		32		2,4		17		36		11
<i>Annopixis klaineana</i>		4		17		0,4		1		19		1
<i>Anthostema aubryanum</i>		2		18		2,4		12		34		4
<i>Mytragyna ciliata</i>		1,5		14		4,4		20		49		4
<i>Homalium aylmeri</i>		3		15		1,0		6		155		4

(1) les teneurs en % ont été multipliées par 100 pour simplifier le tableau, soit en pour 10.000 de la matière sèche.

Y = Yapo, B = Banco.

ANNEXE IV

Calcul de la quantité de litière décomposée au cours de l'année dans les stations de forêt au Banco.

Le problème posé est de déterminer pour chaque période donnée la quantité de litière qui disparaît (minéralisée ou incorporée au sol) en ayant pour données la courbe de chute de litière au cours de l'année (fig.7), $c(t)$, et les courbes expérimentales de perte de poids (fig.14), $\phi(t)$. La solution de ce problème nécessite une hypothèse de linéarité: la vitesse de décomposition est supposée être la même quelque soit la quantité de feuilles présente au temps zero.

La quantité de litière $q(t_2)$ restant au temps t_2 d'une quantité $q(t_1)$ présente au temps t_1 est :

$$q(t_2) = \phi(t_2, t_1)q(t_1) \quad (1)$$

A l'instant τ il tombe sur le sol la quantité $c(\tau)d\tau$, dont il reste au temps t , d'après l'équation (1), la quantité :

$$\phi(t, \tau)c(\tau)d\tau$$

soit $l(t)$ la somme des fractions qui restent de ce qui est tombé à tous les instants τ antérieurs.

$$l(t) = \int_{-\infty}^t \phi(t, \tau)c(\tau)d\tau$$

dont la dérivée est $\frac{dl}{dt} = c(t) + \int_{-\infty}^t \frac{d\phi(t, \tau)}{dt} c(\tau) d\tau \quad (2)$

La vitesse de disparition de la litière est $D(t) = c(t) - \frac{dl}{dt}$ ce qui devient, en utilisant l'équation (2) :

$$D(t) = - \int_{-\infty}^t \frac{d\phi(t, \tau)}{dt} c(\tau) d\tau$$

La disparition de la litière sera calculée sur ordinateur à partir de cette équation. Afin de ne pas faire intervenir - , les calculs seront commencés pour une période séparée du début des mesures par un temps supérieur au temps de disparition totale.

ANNEXE V

Les méthodes d'analyses minérales

I. Analyses de séries.

Une grande partie des analyses minérales a été faite par le Laboratoire Central d'Analyses de l'ORSTOM à Adiopodoumé, dirigé depuis quelques années par M.GOUZY. Ce dernier a établi une documentation très précise concernant les méthodes utilisées dans ce laboratoire, (1) et nous ne donnerons ici que des indications rapides.

1) Sols

- complexe échangeable : dilution de l'échantillon avec pâte de quartz ou de cellulose-déplacement avec acétate d' NH_4 et dosage de Ca et Mg par complexométrie, K par photométrie de flamme. Saturation par Na Cl et déplacement par KNO_3 . Dosage de Cl par colorimétrie au Technicon.
- Bases totales. attaque nitrique ou fluoroperchlorique. dosages de Ca et Mg par absorption atomique et K par photométrie de flamme.
- P total. attaque nitrique. colorimétrie ou bleu de molybdène ou au phosphovanadomolybdate.
- N total. minéralisation Kjeldahl. dosage acidimétrique ou colorimétrie au Technicon ou bleu d'Indophénol.
- C organique. Méthode Anne.

2) Eaux

- Ca Mg = complexométrie, flamme ou absorption atomique.
- K = photométrie de flamme.
- P = floculation en milieu 1% HCl, colorimétrie ou bleu de molybdène (manuel ou Technicon).
- N total = réduction de NO_3 par l'acide sulfophénique, minéralisation Kjeldahl. colorimétrie ou bleu d'Indophénol avec Technicon.
- N nitrique ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3$) = réactif de Griess. (manuel ou Technicon)
- N ammoniacal = défécation en solution alcaline. Colorimétrie ou bleu d'Indophénol avec Technicon.

3) Végétaux

- N = minéralisation Kjeldahl, dosage colorimétrique ou bleu d'Indophénol avec Technicon.
- Autres éléments = calcination à 500° , et attaque des cendres par HCl.
- Ca et Mg = complexométrie ou absorption atomique.
- K = photométrie de flamme
- P = colorimétrie ou bleu de molybdène, avec Technicon.

(1) M.GOUZY. L'analyse minérale des produits naturels. Organisation et méthodes pour un laboratoire d'analyses de séries. tome III = sols. Roches. Minéraux, 308 pp. Tome IV. Eaux, Végétaux. Elements traces. solutions titrées. 338 pp. ORSTOM, Adiopodoumé, Multigr. Dec. 1973.

II. Dosage du phosphore assimilable

On a utilisé la méthode décrite par DUCHAUFOR (1970).

III. Dosage de l'azote minéral du sol et mesure de la minéralisation

1) Préparation des échantillons

Le tableau 1 montre que si la teneur en azote minéral n'est pas très sensible au mode de conservation du sol, la minéralisation mesurée après incubation en étuve est fortement augmentée lorsque l'échantillon a été conservé sec ou congelé. Aussi toutes les mesures ont été faites sur le sol frais, tout au plus conservé quelques jours en chambre froide.

Tableau 1 : Teneur en azote minéral du sol et production d'azote minéral du sol incubé après 3 jours de conservation (d'après le rapport de stage ORSTOM de M. KOUAO Tiemélé). γ N/g sol sec.

mode de conservation	teneur initiale	gain en 2 semaines
sol frais (témoin)	8,8	9,0
sol séché à l'air	9,4	38,0
sol conservé à 4-5° C	8,6	11,4
sol conservé à - 15°C	7,5	21,3

Les échantillons prélevés en forêt étaient rapportés au laboratoire à la température ambiante, puis triés à la main pour retirer les racines et les gros débris végétaux, et utilisés ainsi pour l'extraction, l'humidité étant mesurée par ailleurs. On introduit une cause d'erreur en retirant une partie de la matière végétale, mais ceci est fait pour diminuer l'hétérogénéité (introduite par exemple par un morceau de bois pourrissant) d'une part, et d'autre part parce qu'en sectionnant les racines on introduit artificiellement une matière organique morte fraîche que l'on s'est efforcé de retirer. Il semble en fait que ce traitement du sol n'ait pas d'influence sur la minéralisation de l'azote : en enfouissant des boîtes dans le sol sans déplacer celui-ci et en mettant en place des boîtes contenant du sol traité comme ci-dessus, on n'a mis en évidence aucune différence significative dans la production d'azote minéral (BERNHARD-REVERSAT F., 1974).

2) Extraction

L'azote ammoniacal était extrait par une solution de NaCl à pH 2,5 l'azote nitrique était extrait par une solution de Cu SO_4 et Ag SO_4 ou Cu SO_4 seul, puis les sels de Cu et Ag étaient précipités par addition de CaO et Mg CO_3 .

Les extractions étaient faites par agitation pendant 30 mn. On a vérifié qu'une augmentation du temps d'agitation au-delà n'augmentait pas les quantités extraites.

3) Dosage

L'azote ammoniacal était dosé par le réactif de Nessler; l'azote nitrique est dosé par l'acide phenol disulphonique.

Des essais faits avec 10 à 20 répétitions de la même solution ont montré une variabilité négligeable des résultats obtenus pour l'azote ammoniacal, plus grand dans le cas de l'azote nitrique. (KOUAO Tiemélé, rapport de stage ORSTOM).

IV . Dosage de l'azote minéral dans les litières.

1) extraction.

La litière fraîche est coupée en fragments pour pouvoir obtenir un échantillon homogène dont une partie sert à mesurer la teneur en eau. Une quantité de litière fraîche correspondant à environ 5 g de litière sèche est broyée dans la solution d'extraction (solution utilisée pour les sols, ce qui implique l'addition de CaO et $Mg CO_3$ dans le cas des nitrates). Une ultracentrifugation est nécessaire pour obtenir un extrait limpide.

2) Dosages.

Les extraits obtenus sont généralement très colorés et inutilisables pour des dosages colorimétriques. On a pu décolorer au charbon actif les solutions destinées au dosage d' NH_4 et utiliser ensuite le réactif de Nessler, mais les nitrates étant adsorbés par le charbon on a utilisé le plus souvent une méthode non colorimétrique par diffusion décrite par BREMNER (1).

Cette méthode utilise des boîtes de CONWAY. Quelques ml d'extraits sont mis dans la partie périphérique de la boîte et un indicateur coloré dans de 1 ml d'acide borique dans la partie centrale; on ajoute ensuite à l'extrait une pincée de magnésie et on ferme la boîte hermétiquement; après 24 à 48 h selon le volume d'extrait on dose l'ammoniaque capté par l'acide borique.

Pour doser les nitrates on acidifie l'extrait et on ajoute de l'alliage Dewarda qui permet la réduction d' NO_3 en NH_4 ; 2 boîtes sont nécessaires, avec et sans Dewarda, les nitrates étant obtenus par différence.

La précision obtenue est bonne pour l'azote ammoniacal, moins bonne pour l'azote nitrique.

(1) J.M. BREMNER, 1965 - Inorganic forms of nitrogen. In ; methods of soil analysis, part 2.C.A. Black ed., Amer Soc Agron., Madison, USA. 1179-1237.

V. Analyses biologiques

1) Minéralisation du carbone

Le dégagement de CO_2 a été mesuré en étuve à 30° selon la méthode classique (1). Les incubations étaient de 7 jours pour le sol et de 3 jours pour la litière.

2) Dosage de la phosphatase acide

Des extraits de litière ont été faits par broyage de la litière humide dans l'eau et centrifugation. Les incubations de ces extraits avec du glycerophosphate, à pH 5, ont duré 2 ou 3 heures à 30° et arrêtées par l'acide trichloracétique. Le phosphore libéré était dosé par le molybdate d' NH_4 et l'hydroxylamine.

La phosphatase acide du sol a été mesurée par incubation pendant 3 heures de sol additionné de toluène, en présence de phénylphosphate, à pH 5. La réaction est arrêtée par l'acide trichloracétique et le phénol libéré dosé par le ferricyanure de K et l'aminopyrine.

3) Dosage de l'uréase

Le dosage était fait selon la méthode de MAC LAREN et al. (1957) (2) dans des boîtes de CONWAY. Dans la partie externe de la boîte on met 2 g de sol, le tampon et la solution d'urée ; dans la partie interne on met de l'acide borique. Après incubation de 24 heures on ajoute dans la partie externe de la soude pour déplacer l'ammoniac qui est absorbé par la solution d'acide borique ; on dose celui-ci après quelques heures.

(1) DOMMERGUES, 1960 . Agron. Trop., 15 , 54-72.

(2) voir Bibliographie